*Postverlagsort Berlin*

# PLANTA

## ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

BEGRÜNDET VON **W. RUHLAND** UND **H. WINKLER**

UNTER MITWIRKUNG VON
**J. BONNER**-PASADENA, **A. ERNST**-ZÜRICH
**H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK, **R. HARDER**-GÖTTINGEN, **O. RENNER**-MÜNCHEN
**W. RUHLAND**-UNTERDEUFSTETTEN, **W. SCHUMACHER**-BONN

HERAUSGEGEBEN VON

**L. BRAUNER**
MÜNCHEN

**E. BÜNNING**
TÜBINGEN

53. BAND, 5. HEFT
MIT 53 TEXTABBILDUNGEN
(ABGESCHLOSSEN AM 17. JULI 1959)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1959

Planta (Berl.)

*Preis DM 22.80*

# Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik

Begründet 1925. Band 1—34 (1945) herausgegeben von *W. Ruhland* und *H. Winkler*. (Band 1—21, 1934, als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abteilung E.) Band 35—47. Herausgegeben von *W. Ruhland* und *O. Renner*. Band 48—51. Herausgegeben von *W. Ruhland*, *L. Brauner* und *E. Bünning*


---

Die Zeitschrift „Planta", Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 40.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophotographien u. ä. von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

*Professor Dr. Leo Brauner, München 19, Menzingerstr. 67, Botanisches Institut der Universität*, oder an

*Professor Dr. Erwin Bünning, Tübingen, Botanisches Institut der Universität, Wilhelmstraße 5.*


**Springer-Verlag**

Berlin-Wilmersdorf, Heidelberger Platz 3, Fernsprecher 83 03 01

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 28—30, Fernsprecher 27901


---

53. Band **Inhaltsverzeichnis** 5. Heft

Seite


Brauner, L., Neue Versuche zur Analyse des geoelektrischen Effekts. Mit 16 Textabbildungen . . . . . 449

Haupt, W., Die Chloroplastendrehung bei *Mougeotia*. I. Mitteilung: Über den quantitativen und qualitativen Lichtbedarf der Schwachlichtbewegung. Mit 13 Textabbildungen . . . . . 484

Werz, G., Über polare Plasmaunterschiede bei *Acetabularia*. Mit 12 Textabbildungen . . . . . 502

Hämmerling, J., und Ch., Über Bildung und Ausgleich des Polaritätsgefälles bei *Acetabularia*. Mit 1 Textabbildung . . . . . 522

Pisek, A., und E. Winkler, Licht- und Temperaturabhängigkeit der $CO_2$-Assimilation von Fichte (*Picea excelsa* Link), Zirbe (Pinus cembra L.) und Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.). Mit 11 Textabbildungen . 532


---


Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Planta 53, 449—483 (1959)

Aus dem Botanischen Institut der Universität München

# NEUE VERSUCHE ZUR ANALYSE DES GEOELEKTRISCHEN EFFEKTS

Von

LEO BRAUNER

Mit 16 Textabbildungen

*(Eingegangen am 18. April 1959)*

## Einführung

Der geoelektrische Effekt (GEE) in elektrolythaltigen Membransystemen, dessen Natur schon vor Jahren grundsätzlich aufgeklärt zu sein schien (vgl. BRAUNER 1942), ist neuerdings wieder von mehreren Autoren einer eingehenden Kritik unterzogen worden (SEITZ 1955, WARTENBERG 1957, HERTZ und GRAHM 1958). Dabei wurden einige zum Teil so schwerwiegende Bedenken gegen die Zuverlässigkeit unserer Versuchsmethodik, aber auch gegen die bisherige Interpretation der beobachteten Phänomene vorgebracht, daß eine sorgfältige Nachprüfung aller möglichen Fehlerquellen dringend notwendig erschien. Am wesentlichsten war hier eine zuverlässige Entscheidung darüber, ob die von uns gemessenen Potentialänderungen im Schwerefeld in den untersuchten „Geoelementen" selbst entstehen, oder ob sie durch Veränderungen im ableitenden Elektrodensystem vorgetäuscht werden. Von den Kritikern unserer Beobachtungen wurde vor allem an die Möglichkeit einer „Sedimentierung" der Elektrolytlösungen in den Elektrodenröhren gedacht, die zur Entwicklung von „Gravitationspotentialen" führen könnte, wie sie seinerzeit DES COUDRES (1892—1896) studiert hatte (UNMACK 1937, SEITZ 1955, WARTENBERG 1957).

Ein weiterer wichtiger Punkt der Kritik betraf die Frage, ob für die Entstehung des GEE die Gegenwart von Membrankonzentrationsketten im reagierenden System Grundbedingung sei. In einer früheren Arbeit (BRAUNER 1942) wurde über Versuche berichtet, die zu zeigen schienen, daß die Schwerkraft in elektrolythaltigen Membranen auch bei Fehlen jeder Konzentrationsdifferenz Potentialbildungen hervorrufen kann: GEE zweiter Art. Als Mechanismus wurde eine gravitationsbedingte Verschiebung der beweglicheren Ionenart in den Membranporen in Erwägung gezogen. Gegen diese Deutung hat nun SEITZ Bedenken erhoben. Auf Grund eigener Kontrollversuche gelangte er zur Auffassung, daß es in dem von uns bisher stets verwendeten $Zn/ZnSO_4$/Gelatine-Elektrodensystem auch bei gleicher Konzentration der Ableitelösungen und der Membranfüllung zur Ausbildung von Konzentrations-

ketten kommen könnte. Spuren von $ZnSO_4$, die durch das trennende Gelatinediaphragma in die Ableitelösung eindiffundieren, dürften bereits zwischen der konzentrierten $ZnSO_4$-Füllung und der sehr verdünnten Ableitelösung ein Diffusionspotential erzeugen. Wird nun die Verteilung des eingedrungenen $ZnSO_4$ bei Vertikalstellung in den beiden Ableiteelektroden asymmetrisch, so muß sich an der zwischengeschalteten Membran ein weiteres Diffusionspotential entwickeln. Demnach würde sich der dabei auftretende GEE seinem Wesen nach nicht von der Reaktion in einem von vornherein als Membrankonzentrationskette angesetzten System unterscheiden.

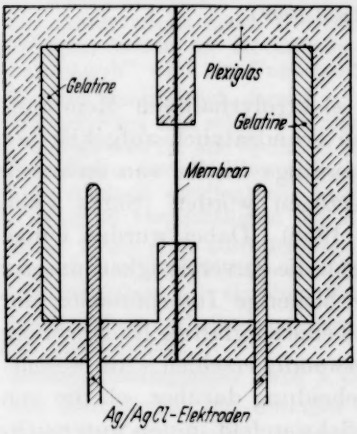


Abb. 1. Versuchsanordnung von C. H. HERTZ (persönliche Mitteilung)

Einen Hinweis auf eine ganz andere Ursache der Potentialbildung in den beschriebenen Versuchen verdanke ich Herrn C. H. HERTZ vom Physikalischen Institut der Universität Lund. Gelegentlich einer Diskussion unseres Problems berichtete er mir über ein Experiment, das die Rolle der Gelatine bei der Potentialbildung untersucht. HERTZ verwendete als unpolarisierbare Elektroden chlorierte Silberdrähte, die unmittelbar in die als Elektrolyt dienende $10^{-3}$ m KCl-Lösung eintauchten. Wurden zwei derartige Elektroden durch eine Membran voneinander getrennt, so erwies sich diese homogene Kette als schwerkraftunempfindlich. Gießt man dagegen die Gefäßwand *neben* den Silberdrähten mit Gelatine aus (Abb. 1), so wird aus dem System ein Geoelement, das bei Lagewechsel annähernd den gleichen GEE gibt wie unsere $Zn/ZnSO_4$-Gelatineelektroden bei symmetrischer KCl-Füllung. HERTZ deutet das Zustandekommen des Effekts folgendermaßen: Die Gelatine in den Elektrodenkammern gibt an die angrenzende KCl-Lösung einen spezifisch schwereren Stoff von Elektrolytcharakter ab. Bei der Überführung des Elements in eine der beiden Lagen, in denen die Membran horizontal steht, sinkt die aus der Gelatine exosmierende Substanz auf die Membranfläche ab. Dies führt zur Entstehung eines Membrandiffusionspotentials, das wie in unseren entsprechenden Versuchen die untere Elektrode *positiv* auflädt.

Auch nach dieser Interpretation würde der GEE zweiter Art letzten Endes also nichts anderes sein als die sekundäre Ausbildung eines Membrankonzentrationspotentials im Schwerefeld.

Nicht ganz so präzisiert sind die Argumente, die H. WARTENBERG (1957) in einem kürzlich publizierten Vortragsbericht gegen die Realität

des GEE im allgemeinen vorbringt. Auch er geht von der Vorstellung aus, daß die Potentialbildung im Schwerefeld eine sekundäre Folge von Konzentrationssprüngen sei, die durch die Sedimentierung eines Elektrolyten in den vertikal gestellten Elektrodenröhren zustande kämen. Grenzt ein elektrolythaltiges Membransystem in Horizontallage mit seiner oberen und unteren Flanke an eine vertikale Säule des Lösungsmittels, so muß sich über der oberen Fläche eine Schicht des austretenden Elektrolyten ansammeln. Die aus der unteren Fläche herausdiffundierende Lösung sinkt im Lösungsmittel nach unten, so daß ihre Konzentration an der unteren Membranfläche niedrig bleibt. Diese Konzentrationsdifferenz soll nun bedingen, daß von der unteren Membrangrenzfläche weniger Ionen adsorbiert werden als von der Gegenseite. Auf Grund dieser Vorstellung entwickelt WARTENBERG die Hypothese, daß die als „GEE" gemessenen Potentialdifferenzen tatsächlich durch die Verschiedenheit der Adsorptionspotentiale an der Ober- und Unterseite der horizontal liegenden Membran zustande kämen.

Gegen die Allgemeingültigkeit dieser Interpretation sprechen jedoch bereits einige unserer älteren Kontrollversuche. Zunächst ließ sich zeigen, daß auch ein Elektrolyt, dessen wäßrige Lösung leichter ist als das reine Lösungsmittel, nämlich Ammoniak, in einer Pergamentpapier-Geozelle grundsätzlich den gleichen GEE hervorruft wie das spezifisch schwerere KCl. Ferner ergab ein Vergleich der geoelektrischen Effekte in Konzentrationsketten von gleichem Gradienten (1:10), daß die entstehenden Potentialdifferenzen bei Herabsetzung der Absolutkonzentrationen auf ein Zehntel erheblich zunehmen, obgleich das Verhältnis der spezifischen Gewichte der gegeneinander geschalteten Lösungspaare dann dem Wert 1 schon recht nahe kommt (vgl. BRAUNER 1942, S. 61f.).

Wenn auch schon diese wichtigen Erfahrungen mit den Vorstellungen WARTENBERGs kaum in Einklang zu bringen sind, schien es doch ratsam, die Beteiligung von Sedimentierungsvorgängen an der Potentialbildung mit verbesserter Methodik noch einmal nachzuprüfen. Dabei war vor allem auch durch einen Vergleich der Reaktionen bei Verwendung verschiedenartiger Elektrodentypen die Rolle des Ableitesystems selbst an der Entstehung des GEE aufzuklären. Ferner erwies sich eine erneute Untersuchung des Reaktionsmechanismus in Konzentrationsketten bei Diffusion in der Richtung der Schwerkraft als notwendig, da die von uns seinerzeit beschriebenen Effekte (BRAUNER und AMLONG 1933, BRAUNER 1942) in letzter Zeit bezweifelt worden sind (SEITZ 1955).

## Methodik

**a) Das Meßinstrument.** Als Spannungsmesser wurde bei allen Versuchen dieser Arbeit ein Meßverstärker „F" von Dr. B. Lange mit eingebautem Zeigerinstrument verwendet, dessen hoher Eingangswiderstand ($\sim 10^8$ Ohm) praktisch stromlose

Messungen kleiner Gleichspannungen gestattet. Von den verfügbaren 3 Meßbereichen wurden nur die beiden niedersten (0—15 und 0—75 mV) unmittelbar verwendet. Zur Beobachtung kleiner Veränderungen höherer Ausgangspotentiale

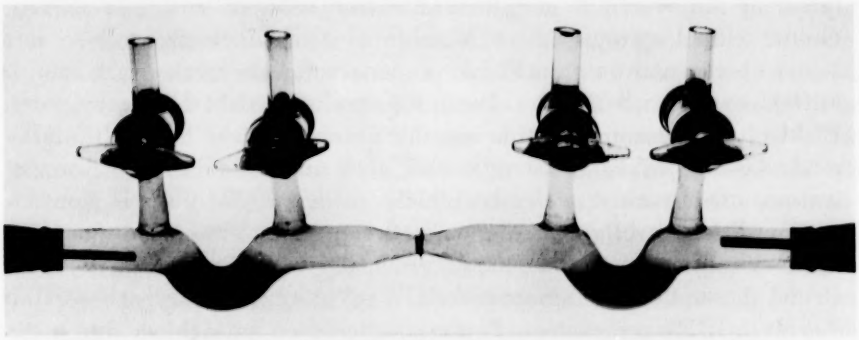

Abb. 2. Ursprüngliche Gestalt der $Zn/ZnSO_4$-Gelatine-Elektroden (G-Form)

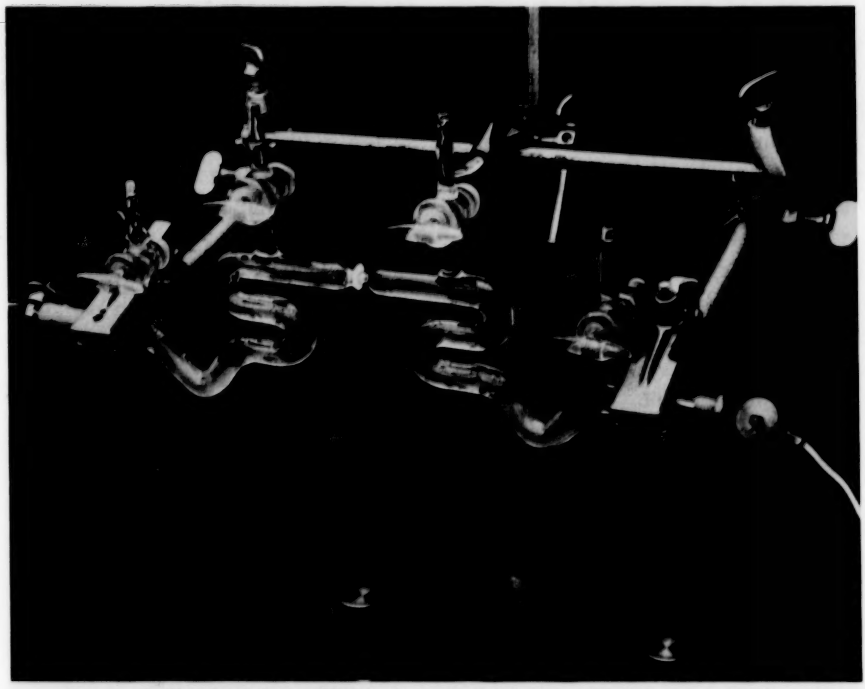

Abb. 3. $Zn/ZnSO_4$-Gelatine-Elektroden mit S-förmiger Ableitekammer (S-Form)

wurde durch Gegenschaltung einer bekannten Gleichspannung die an das Instrument angelegte Potentialdifferenz in den Bereich der höchsten Empfindlichkeitsstufe gesenkt. Zu diesem Zweck diente eine Walzenmeßbrücke von Ruhstrat in Potentiometerschaltung.

**b) Die Ableiteelektroden.** Für einige vergleichende Messungen wurde noch das ursprüngliche Elektrodenmodell verwendet, das zu allen früheren Versuchen gedient

hatte (Abb. 2). Die Elektrodenkammer, in die zur Ableitung ein amalgamierter Zinkdraht eingeführt war, enthielt eine 1,5 m $ZnSO_4$-Lösung. Der U-förmige Mittelteil war mit 15% Gelatine ausgegossen, die das Diaphragma zwischen der Elektroden- und der Kontaktkammer bildete. Die Kontaktkammer, deren verjüngte Mündung einen Innendurchmesser von etwa 3 mm besaß, diente zur Aufnahme der Versuchslösung (3,0—3,5 $cm^3$).

Zur Prüfung der Mitbeteiligung des Ableitesystems an der Entstehung der bisher beobachteten geoelektrischen Potentiale wurden zunächst 2 Varianten des oben beschriebenen Modells verwendet, bei denen das $Zn/ZnSO_4$/Gelatinesystem noch beibehalten blieb. Sie sollten eine Beurteilung des Sedimentierungsfaktors ermöglichen. Bei der einen Form (Abb. 3) war die Kontaktkammer S-förmig gebogen, um in der Vertikalstellung ein Absinken von $ZnSO_4$ oder löslicher Bestandteile der Gelatine auf das Membransystem zu verhindern. Ihr Volumen betrug hier 15 $cm^3$, der Innendurchmesser der Mündung war wieder 3 mm.

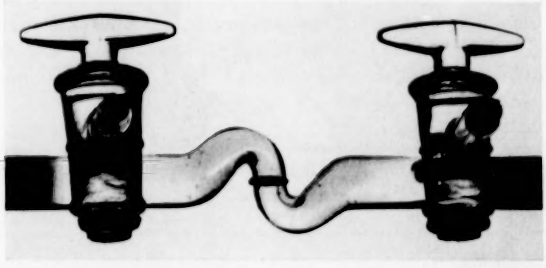

Abb. 4. $Zn/ZnSO_4$-Gelatine-Elektroden mit gewinkelter Mündung (W-Form)

Beim anderen Modell (Abb. 4) sollte der gleiche Zweck dadurch erreicht werden, daß die Lageveränderung der Membran durch eine Drehung der Elektrodenröhren um ihre Längsachse vermittelt wurde. Die Röhren waren hier in ihrer ganzen Länge gerade bis auf die rechtwinklig umgebogenen Mündungen. Die Kontaktkammern faßten wie beim ursprünglichen Modell 3,0—3,5 $cm^3$, der Querschnitt der Mündungen betrug wie bei den vorigen Typen 3 mm, die Länge des Winkelarms 12 mm.

Die beiden Elektrodenröhren mit der zwischengeschalteten Membran wurden in einen Drehrahmen eingespannt, der eine Rotation des ganzen Systems um seine Längsachse gestattete.

Für die entscheidenden Kontrollversuche wurden jedoch Silberelektroden benutzt, in denen als unpolarisierbares System AgCl in Chloridlösungen diente. Dadurch erübrigte sich die Verwendung eines Gelatinediaphragmas und eines zusätzlichen Elektrolyten ($ZnSO_4$!). Die Elektroden erhielten die in Abb. 5 dargestellte vereinfachte Form. Ihr Innenvolumen betrug etwa 7,0 $cm^3$, die Mündungen waren wieder 3,0—3,5 mm weit. Der zur Ableitung dienende 1 mm dicke Feinsilberdraht wurde vor jeder Versuchsreihe elektrolytisch chloriert. Dazu wurde er nach sorgfältiger Reinigung in ein kleines, mit 1% KCl-Lösung gefülltes Gefäß in 35 mm Abstand von einer Platin-Gegenelektrode eingesetzt. Nach 4 min langer Elektrolyse bei 2 Volt Gleichspannung war die Silberoberfläche bereits von einer hinreichend homogenen schwarzbraunen AgCl-Schicht bedeckt.

**c) Die Membran.** Als Membranmaterial wurde stets eine sehr einheitliche Sorte von Pergamentpapier verwendet. Die zu Quadraten von etwa 1 cm Seitenlänge zurechtgeschnittenen Stücke wurden zunächst in mehrfach gewechseltem dest.

Wasser gründlich ausgekocht und dann bis zur Verwendung in dest. $H_2O$ aufbewahrt. Etwa 15 min vor der Messung wurden die Scheibchen in die Versuchslösung übertragen, bei der Untersuchung von Konzentrationsketten in die jeweils verdünntere der beiden Stufen. Zur Vermeidung von Asymmetrien wurden die im gequollenen Zustand leicht gekrümmten Stücke mit ihren Konkavseiten paarweise aneinandergelegt. — In allen hier zu beschreibenden Versuchen kamen solche Doppelmembranen zur Verwendung.

Über das geoelektrische Verhalten einiger lebender und lebloser Pflanzengewebe wird in einer späteren Arbeit berichtet werden.

Das Einsetzen der zu untersuchenden Objekte zwischen die Elektrodenmündungen erfolgte stets bei Horizontalstellung der beiden Röhren. In dieser Lage ver-

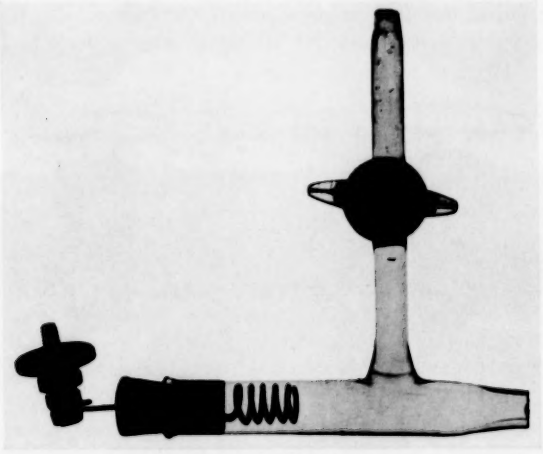

Abb. 5. Ag/AgCl-Elektrode

blieb das System bis zur Erreichung annähernder Potentialkonstanz. Dann wurde es in die Vertikalstellung gedreht und in dieser mindestens 15 min lang belassen. Die auftretenden Potentialänderungen wurden minutenweise registriert. Schließlich wurde das Aggregat zur Prüfung der Reversibilität der entstandenen Veränderungen wieder in die Horizontallage zurückgeführt.

## Experimenteller Teil

### Versuche zur Überprüfung des GEE in Konzentrationsketten

Die folgenden Versuche sollten die Grundfrage entscheiden helfen, ob der GEE in Membrankonzentrationsketten auf einer Beeinflussung der Ionenbeweglichkeit in den Membranporen oder auf Konzentrationsverschiebungen in den Elektrodenröhren infolge von Sedimentierungsvorgängen beruht. Dabei war zunächst zu untersuchen, inwieweit bei dem bisher stets verwendeten $Zn/ZnSO_4$-Elektrodentyp Diffusionsstoffe aus den $ZnSO_4$-Kammern oder aus den Gelatinediaphragmen an der Potentialbildung im vertikal gestellten System beteiligt sind. Eine Entscheidung war von vergleichenden Versuchen mit verschieden gestalteten Ableiteröhren zu erwarten.

*1. $Zn/ZnSO_4$/Gelatine-Elektroden*

**a) Einfluß der Röhrenform auf den Reaktionsverlauf in Membran-Konzentrationsketten.** In den folgenden Meßreihen soll untersucht werden, wie die gleiche Membran-Konzentrationskette $10^{-2}$ m KCl/Pergamentpapier/$10^{-3}$ m KCl zwischen den oben beschriebenen 3 Zinkelektrodentypen auf Vertikalstellung reagiert. Als Membran wurde stets eine symmetrische Doppelschicht von Pergamentpapier verwendet, das vor dem Einsetzen zwischen die Mündungen in $10^{-3}$ m KCl-Lösung eingequollen war.

In Tabelle 1 ist der Verlauf der Potentialänderungen nach Drehung der Systeme aus der Horizontalen in die beiden Vertikalstellungen

Tabelle 1. *Konzentrationskette: $10^{-2}$ m KCl/Pergamentpapier/$10^{-3}$ m KCl. Pfeile = Diffusionsrichtung. Vorzeichen der verdünnteren Lösung. Elektroden: $Zn/ZnSO_4$/Gelatine. Kontaktröhren:* G = *gerade,* W = *gewinkelt,* S = *S-förmig. — Ausgangs-P. D.* → *gleich Null gesetzt (Mittel der* → *Absolutwerte: + 24,2 mV). Mittel aus je 10 Einzelversuchen.* T = 20° C

| Zeit | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 10 | 15 | → 5 | 10 | 15 min |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| G ↑ | 0,0 | −2,9 | −8,5 | −10,7 | −11,6 | −12,3 | −14,4 | −14,9 | −5,6 | −2,4 | −1,0 mV |
| W | 0,0 | −4,7 | −6,4 | −7,4 | −8,2 | −8,8 | −10,8 | −11,7 | −0,2 | +0,7 | +0,8 mV |
| S | 0,0 | −3,0 | −4,6 | −5,6 | −6,5 | −7,1 | −9,0 | −9,7 | −1,6 | +0,5 | +1,0 mV |
| G | 0,0 | −0,8 | −0,9 | −1,1 | −1,2 | −1,1 | −2,0 | *−2,4* | +1,1 | +2,2 | +2,6 mV |
| W | 0,0 | −4,0 | −5,1 | −5,9 | −6,4 | −6,6 | *−6,8* | −6,5 | −1,3 | −0,6 | −0,7 mV |
| S ↓ | 0,0 | *−5,1* | −4,5 | −4,4 | −4,3 | −4,2 | −3,8 | −3,4 | +1,4 | +2,2 | +2,4 mV |

dargestellt. Nach 15 min wurde der Elektrodenrahmen stets wieder in seine Ausgangslage zurückgebracht, um die Reversibilität der Reaktionen zu prüfen.

Aus diesen Zahlenreihen geht zunächst hervor, daß der seinerzeit beobachtete GEE mit allen 3 Elektrodenmodellen in qualitativ ähnlicher Form reproduziert werden konnte. In ihrem Ausmaß unterscheiden sich die 3 Reaktionspaare allerdings merklich voneinander. Bei den G-Elektroden erscheint der Potentialabfall in der ↑-Stellung deutlich verstärkt, in der ↓-Stellung ist er merklich schwächer als bei den anderen beiden Modellen. Daraus muß geschlossen werden, daß eine vom ableitenden Elektrodensystem unabhängige geoelektrische Grundreaktion von einem sekundären Effekt überlagert werden kann. In den geraden Kontaktkammern (G) vermögen alle spezifisch schwereren Stoffe, die aus dem Gelatinediaphragma herausdiffundieren, offensichtlich ungehindert auf die zwischengeschaltete Membran abzusinken und hier die Potentialbildung zu beeinflussen. In den S-Elektroden dürften derartige Diffusate dagegen bereits von der ersten Biegung der Kontaktkammern fast vollständig abgefangen werden und dadurch von der Membran abgehalten sein. Auch in den W-Elektroden, die zum Stellungswechsel um ihre

Längsachse gedreht werden, ist die Membran vor systemfremden Diffusionsstoffen noch einigermaßen geschützt, wenn auch nicht ganz so wirksam wie in den S-Elektroden.

**b) Das Verhalten der gleichen Elektrodentypen bei direktem Kontakt.** Um die Rolle der Membran bei der Entstehung der geschilderten geoelektrischen Effekte beurteilen zu können, wurde in einer Vergleichsserie das Verhalten der gleichen Konzentrationsketten auch bei direktem Kontakt der Elektrodenmündungen untersucht.

Tabelle 2. *Konzentrationskette: $10^{-2}/10^{-3}$ m KCl ohne Membran. Bezeichnungen wie in Tabelle 1. Ausgangspotential (→) gleich Null gesetzt. Vorzeichen der verdünnteren Seite.* T = 20° C. *Mittel aus je 6 Einzelversuchen*

| Zeit | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 10 | 15 | → 5 | 10 | 15 min |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| G ↑ | 0,0 | 0,0 | −0,2 | −0,3 | −0,4 | −0,5 | −0,7 | −0,8 | −0,3 | +0,1 | +0,4 mV |
| W | 0,0 | +0,3 | +0,3 | +0,2 | +0,3 | +0,2 | +0,4 | +0,4 | +0,8 | +0,9 | +0,9 mV |
| S | 0,0 | +0,4 | +0,4 | +0,3 | +0,3 | +0,2 | −0,1 | −0,4 | 0,0 | +0,4 | +0,8 mV |
| G | 0,0 | 0,0 | +0,7 | +1,2 | +1,5 | +1,5 | +1,9 | +2,0 | +2,5 | +2,6 | +2,5 mV |
| W | 0,0 | +0,2 | +0,3 | +0,3 | +0,4 | +0,4 | +0,5 | +0,7 | +0,6 | +0,8 | +0,9 mV |
| S ↓ | 0,0 | +0,1 | +0,1 | +0,1 | +0,2 | +0,2 | +0,4 | +0,4 | +1,9 | +2,2 | +2,3 mV |

Die Effekte sind in allen 3 Fällen sehr gering, am stärksten noch bei den G-Elektroden, die ja auch in der vorigen Versuchsreihe eine Sonderstellung einnahmen. Dabei ist vor allem die merkliche Positivierung der verdünnteren Seite in der ↓-Stellung bemerkenswert, die nur auf eine relativ stärkere Beschleunigung von Kationen durch die Schwerkraft zurückgeführt werden kann. Da dieser Effekt bei den W- und vor allem bei den S-Elektroden kaum in Erscheinung tritt, ist zu schließen, daß die fraglichen Ionen aus dem Gelatinediaphragma stammen, da sie nur in den G-Elektrodenröhren bis in die Mündungszone gelangen können. — Auffällig ist ferner, daß sich die ↓-Potentiale nach Überführung der Röhren in die →-Lage in keinem Fall ausgleichen.

Ein Vergleich der Reaktionen der membranfreien und der membranhaltigen Systeme läßt wieder eindeutig erkennen, daß der geoelektrische Grundeffekt an die Gegenwart einer ionenselektiven Membran gebunden ist. Es handelt sich dabei nicht etwa nur um eine Verstärkung einer bereits in der „offenen" Kette vorgebildeten Tendenz, sondern um die Schaffung einer neuen, wesensverschiedenen Reaktionsform. Dies wird besonders auffällig in der ↓-Stellung, in der das Einschalten einer Membran die schwache Positivierung der unteren Elektrode in eine deutliche Negativierung verwandelt. Daß hier 2 antagonistische Vorgänge miteinander interferieren, geht schon daraus hervor, daß bei den G-Elektroden, in denen bei direktem Kontakt die Positivierung der unteren Röhre verhältnismäßig stark ist, deren Negativierung in der membranhaltigen Kette besonders abgeschwächt erscheint. Ein

quantitativer Vergleich dieses letzteren Effekts mit den entsprechenden Reaktionen der anderen beiden Elektrodentypen (—5,1 mV bzw. —6,8 mV) legte die Vermutung nahe, daß der gemessene Wert die numerische Differenz zwischen Membran- und Elektrodeneffekt darstellt.

*2. Unpolarisierbare AgCl-Elektroden*

**a) Verhalten einer KCl-Membrankonzentrationskette.** Zur weiteren Klärung der Frage einer Mitbeteiligung des verwendeten Elektrodensystems an der Entstehung des GEE wurde nunmehr das Verhalten der gleichen Konzentrationskette $10^{-2}$ m KCl/Pergamentpapier/$10^{-3}$ m KCl bei Ableitung mit chloriertem Silberdraht geprüft (vgl. Abb. 5). Da derartige umkehrbare Elektroden zweiter Art schon in der Chloridlösung der Kette unpolarisierbar sind, wurde hier die Verwendung eines systemfremden Elektrolyten und des störenden Gelatinediaphragmas überflüssig. Im Gegensatz zum bisher verwendeten Zn/$ZnSO_4$-Elektrodensystem entwickelt eine AgCl/$10^{-2}$ m KCl/$10^{-3}$ m KCl/AgCl-Kette begreiflicherweise bereits ohne Zwischenschaltung einer Membran ein erhebliches Konzentrationspotential. Bei direktem Kontakt der beiden Röhren entstand in der Horizontallage eine P.D. von 53,5 mV mit dem positiven Pol in der verdünnteren Lösung. Wurde zwischen die Mündungen eine Doppelschicht Pergamentpapier eingesetzt, so stieg die P.D. auf 74,4 mV an. Das Membrandiffusionspotential betrug hier also 20,9 mV, etwas weniger als im Gelatine-Elektrodensystem.

Nach der Übertragung in die beiden Vertikalstellungen und der folgenden Rückkehr in die Horizontallage entwickelten sich die folgenden Reaktionen:

Tabelle 3. *AgCl-Elektroden. Kette: $10^{-2}$ m KCl/Pergamentpapier/$10^{-3}$ m KCl.* T = 20° C. *Mittel aus je 10 Versuchen.* → *Ausgangspotential gleich Null gesetzt* (+74,4 mV)

| Zeit | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 10 | 15 | → 2 | 5 | 10 | 15 min |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ↑ | 0,0 | −2,5 | −4,3 | −5,2 | −6,0 | −6,5 | −8,3 | −9,1 | −4,3 | −0,2 | +1,3 | +1,6 mV |
| ↓ | 0,0 | −3,5 | −2,5 | −2,1 | −1,7 | −1,6 | −1,1 | −0,9 | +0,5 | +1,7 | +2,7 | +3,0 mV |

Diese beiden Versuchsreihen lassen bereits erkennen, daß die Schwerkraft auch im $ZnSO_4$- und gelatinefreien System Potentialänderungen hervorruft, deren Verlauf dem bisher bei Verwendung von Zn-Elektroden beobachteten GEE sehr ähnelt. Dies zeigt vor allem ein Vergleich mit den Reaktionen der S-Elektroden in der ↑-Stellung, die mit dem Effekt zwischen den AgCl-Elektroden selbst quantitativ übereinstimmen (vgl. Abb. 6). In der ↓-Stellung unterscheiden sich die Reaktionen der 2 Systeme zwar quantitativ voneinander, doch findet sich in beiden Fällen der gleiche charakteristische Verlauf der Potentialkurve mit einem scharfen Minimum nach der ersten Minute. Diese grundsätzliche

Übereinstimmung legt den Schluß nahe, daß an der Entstehung des GEE in den S-Elektroden im wesentlichen kein anderer Mechanismus beteiligt ist als in den AgCl-Elektroden. Das $ZnSO_4$/Gelatinesystem scheint also in den S-Röhren die Potentialbildung an der Membran tatsächlich nicht zu beeinflussen. Andererseits spricht diese Situation sehr für unsere Vermutung, daß die stärkere Entwicklung der ↑-Reaktion in den G-Elektroden auf die hier mögliche Mitbeteiligung „fremder" Ionen zurückzuführen sei.

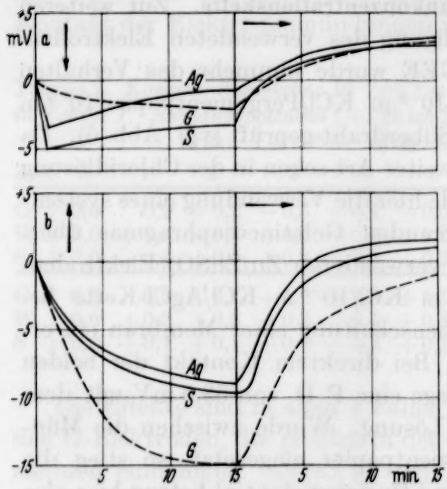


Abb. 6. Verlauf des GEE in AgCl- und $Zn/ZnSO_4$-Gelatine-Elektrodenketten (G- und S-Form). Kette stets $10^{-2}$ m KCl/Pergamentpapier/$10^{-3}$ m KCl. Pfeile: Diffusionsrichtung (vgl. Tabelle 1 und 3)

**b) Verhalten einer membranfreien KCl-Konzentrationskette.** Um beurteilen zu können, ob auch im AgCl-Elektrodensystem der GEE nur bei Gegenwart einer Membran entstehen kann, wurde in weiteren Versuchen wieder das Verhalten einer membranfreien $10^{-2}$ m KCl/$10^{-3}$ m KCl-Konzentrationskette bei Veränderung ihrer Lage geprüft. Die Verhältnisse der Potentialbildung liegen hier wesentlich anders als bei den Zn/Zn $SO_4$/ Gelatine-Elektroden, in denen die Aufladung des Zink-Ableitungsdrahtes von Konzentrationsänderungen in der Kontaktkammer kaum beeinflußt wird. Bei der Silberelektrodenkette dagegen setzt sich die Gesamtpotentialdifferenz aus 3 Teilspannungen zusammen, von denen jede durch die Konzentration der Lösungen im System bestimmt wird. An den chlorierten Silberdrähten, die umkehrbare Elektroden zweiter Art darstellen, entstehen, entsprechend dem verschiedenen Lösungsdruck des AgCl in den beiden KCl-Stufen, verschieden hohe Elektrodenpotentiale, an der Kontaktstelle der beiden Lösungen entwickelt sich dagegen ein Diffusionspotential (vgl. NERNST 1926, S. 857), das im Fall von KCl als Elektrolyt wegen des geringen Unterschieds der freien Beweglichkeiten der beteiligten Ionen allerdings nur einen sehr niedrigen Wert erreicht.

In →-Stellung entwickelt sich in dieser Kette, wie schon erwähnt, eine Gesamtspannung von 53,5 mV mit dem positiven Pol in der verdünnteren Stufe, ein Wert, der fast genau mit entsprechenden Messungen von NERNST (1926, S. 859) übereinstimmt. Wird das System nunmehr vertikal gestellt, so ändert sich dieses Ausgangspotential in den beiden antagonistischen Lagen folgendermaßen:

Tabelle 4. *AgCl-Elektroden. Kette: $10^{-2}$m KCl/$10^{-3}$ m KCl ohne Membran. Ausgangspotential in der →-Stellung (53,5mV) gleich Null gesetzt.* T = 20°C. *Mittel aus je 10 Versuchen. Vorzeichen der verdünnteren Lösung*

| Zeit | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 10 | 15 | → 1 | 5 | 10 | 15 min |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ↑ | 0,0 | +0,1 | +0,2 | +0,3 | +0,3 | +0,2 | 0,0 | 0,0 | +0,1 | 0,0 | −0,2 | −0,3 mV |
| ↓ | 0,0 | −2,3 | −4,1 | −6,6 | −10,2 | −13,2 | −26,7 | −36,4 | −36,6 | −29,6 | −26,1 | −25,4 mV |

Der Einfluß der Schwerkraft wirkt sich hier also ganz anders aus als bei der Membrankonzentrationskette. Während das Potential der letzteren in der ↑-Stellung einen starken, reversiblen Abfall erleidet, bleibt die Ausgangsspannung der membranfreien Kette praktisch unverändert erhalten. Gerade umgekehrt verhalten sich die beiden Systeme in der ↓-Stellung. Hier hatte die Membrankette nur einen verhältnismäßig geringfügigen, vorübergehenden Potentialverlust erfahren. Im membranfreien System dagegen kommt es zu einem drastischen und nur teilweise reversiblen Zusammenbruch der Ausgangsspannung.

Was sich im letzteren Fall ereignet hat, ist nicht schwer zu verstehen: Da der Diffusionsweg hier offen ist, konnte es im Röhrensystem zu einer ungehinderten Sedimentierung der etwas schwereren konzentrierteren Lösung kommen. In der ↓-Stellung mußte dies zu einer Erhöhung der $Cl^-$-Konzentration am Boden der unteren Röhre führen, die sich elektrisch in einer Abnahme der positiven Ladung des ableitenden AgCl-Drahtes auswirkte. In der ↑-Stellung dagegen behindert die Schwerkraft eine Vermischung der beiden Konzentrationsstufen und begünstigt dadurch die Aufrechterhaltung des Ausgangspotentials.

### *3. Interpretation der bisherigen Ergebnisse*

Die geschilderten Beobachtungen erleichtern eine Deutung der Reaktionen der Membrankonzentrationskette.

**a) ↑-Stellung.** Für den verhältnismäßig starken Potentialverlust, der in der ↑-Stellung stets auftrat, ließen sich grundsätzlich die folgenden Faktoren verantwortlich machen:

1. Die durch die Membran nach oben diffundierte konzentriertere Lösung sammelt sich auf der oberen Membranfläche an; dadurch wird der Konzentrationssprung aus der Membran in die angrenzende Lösung verlegt (A. Unmack 1937) und so der Kontrolle durch das selektive Diaphragma entzogen: Das hohe Membrandiffusionspotential sinkt ab.

2. Die Ansammlung der konzentrierteren Lösung auf der oberen Membranfläche führt hier zu einer Steigerung der Ionenadsorption an der Grenzschicht (vgl. H. Wartenberg 1957). Dabei ist in unserem System vor allem mit einer Förderung der Kationenbindung durch die elektronegativen Cellulosemicelle zu rechnen, die zu einer teilweisen Entladung der Membran und dadurch zu einer Herabsetzung ihrer

Ionenselektivität führen müßte. Die Folge wäre auch in diesem Fall eine Reduktion des Diffusionspotentials.

3. Bei der Diffusion gegen die Richtung der Schwerkraft ist eine relativ stärkere Hemmung der vorauseilenden beweglicheren Ionenart der Kette, in unserem Fall also der Kationen, denkbar. Dadurch müßte deren Abstand von den im Membrangerüst bereits vor dem Eingreifen der Schwerkraft stärker behinderten Anionen verringert werden: Das Diffusionspotential sinkt ab.

**b) ↓-Stellung.** Eine Entscheidung darüber, welche dieser 3 Möglichkeiten für die Entstehung der beobachteten geoelektrischen Effekte tatsächlich bestimmend ist, wird durch einen Vergleich der Verhältnisse in der inversen (↓) Stellung des Systems erleichtert. Verlegt man die konzentriertere Lösung nach oben, so fällt das Potential gegenüber seinem Ausgangswert in der →-Lage ebenfalls ab, allerdings bei weitem nicht so stark wie in der ↑-Stellung. Während nun bei Verwendung gerader Zn-Elektroden dieser Potentialverlust bis zum Ende der Beobachtungszeit stetig fortschreitet, wird schon bei den S-Zn-Elektroden, und noch drastischer bei den AgCl-Elektroden der auch hier sehr deutliche anfängliche Abfall nach einem frühen Minimum wieder teilweise aufgeholt. Nach der Rückkehr in die →-Stellung verstärkt sich der Potentialanstieg in allen Fällen und führt schließlich zu einem Endwert, der 2—3 mV über der Ausgangsspannung liegt.

Wir haben nun zu prüfen, mit welchem Erklärungsprinzip sich dieser Reaktionsverlauf am besten in Einklang bringen läßt.

*α) Sedimentierung.* Der plötzliche Potentialverlust zu Beginn des Effekts könnte auf den ersten Blick einem Absinken von KCl zur unteren AgCl-Elektrode zugeschrieben werden, dessen Folgen im membranfreien System so auffällig in Erscheinung getreten war. Gegen diese naheliegende Deutung spricht jedoch schon der zeitliche Verlauf der Reaktionskurve. Im „offenen" System, in dem die Sedimentierung der konzentrierteren Lösungsstufe viel weniger behindert ist, beträgt der Spannungsverlust nach 1 min nur 2,3 mV, in der Membrankette jedoch bereits 3,5 mV. Es sei ferner daran erinnert, daß im S-Zinkelektrodensystem, in dem bei direktem Kontakt in der ↓-Stellung überhaupt kein P. D.-Abfall zu beobachten war, bei Zwischenschaltung einer Membran der Spannungsverlust nach 1 min sogar 5,1 mV beträgt.

An der Membran selbst müßte ein Absinken der durchdiffundierten konzentrierteren Lösung offensichtlich eine optimale Aufrechterhaltung des Ausgangspotentials gewährleisten. Das Ergebnis unserer Messungen widerspricht auch dieser Voraussetzung.

*β) Beeinflussung des Adsorptionspotentials.* Auch die von WARTENBERG (1957) vermutete Beeinflussung der Adsorptionsverhältnisse an der Membran kann die Richtung des beobachteten GEE nicht erklären.

Die Niedrighaltung der KCl-Konzentration an der unteren Membranfläche müßte einer Entladung der Cellulosemicelle entgegenwirken und dadurch die Ionenselektivität der Membran gegenüber ihrem Zustand in der →-Stellung begünstigen. Auch diese vorstellbare Auswirkung der Sedimentierung könnte lediglich eine Erhöhung, nicht aber die tatsächlich beobachtete Erniedrigung des Diffusionspotentials in der ↓-Lage erklären.

*γ) Beeinflussung der Ionenbeweglichkeit.* Wie bei der Aufwärtsdiffusion ist auch bei der Abwärtsdiffusion eine differentielle Beeinflussung der Ionenbeweglichkeiten durch die Schwerkraft in Betracht zu ziehen, und zwar diesmal eine verschieden starke Beschleunigung der Anionen und der Kationen des Systems. Zur Interpretation der beiden beobachteten Phasen der Potentialkurve müßte hier eine sofort einsetzende Förderung der vorher stärker gehemmten Anionen angenommen werden; da das Potential nach Überwindung eines Minimums jedoch meistens wieder ansteigt, ist zu schließen, daß mit der primären Reaktion ein gegensinniger Effekt interferiert. Über dessen Natur wird sich erst auf Grund weiterer Versuche etwas aussagen lassen.

Der auffällige Potentialanstieg nach Rückkehr des Systems in die →-Lage bringt nach dieser Vorstellung das Wiederanwachsen der Anionenhemmung in der Membran zum Ausdruck. Noch ungeklärt bleibt dabei die Ursache für das beträchtliche Überschreiten des Ausgangspotentials, das übrigens auch bei den G- und S-Zinkelektroden in fast gleichem Umfang zu beobachten war.

Von dieser Frage abgesehen dürfte sich die Entstehung des primären GEE auch auf Grund unserer neuen Erfahrungen am widerspruchslosesten durch den zuletzt erörterten Mechanismus erklären lassen. — Vor einer endgültigen Entscheidung sei jedoch noch über einige weitere Beobachtungen berichtet.

*4. Abhängigkeit des GEE von den absoluten Konzentrationen in der Kette 1:10*

In unseren Konzentrationsketten sollte die Höhe der →-Potentiale nach den Ableitungen von Nernst (1889, 1926) ausschließlich vom Verhältnis der beiden beteiligten Elektrolytkonzentrationen bestimmt werden, nicht dagegen von deren absolutem Wert. Diese Regel gilt theoretisch für sämtliche Potentialstufen im System, für das Diffusionspotential an der Membran, wie auch für die Differenz zwischen den Elektrodenpotentialen an den beiden chlorierten Ag-Drähten:

$$\text{Diffusions-P. D.: } E_{\text{mV}} = 0{,}1983 \cdot T \cdot \frac{u - v}{u + v} \log^{10} \frac{c_1}{c_2}$$

$$\text{Elektroden-P. D.: } E_{\text{mV}} = 0{,}1983 \cdot T \cdot \log^{10} \frac{c_1}{c_2}$$

($u$ = Beweglichkeit der Kationen, $v$ = die der Anionen, $c_1$ und $c_2$ = die Konzentrationen der beiden Lösungen der Kette).

Tatsächlich wird diese einfache Beziehung jedoch dadurch kompliziert, daß auch die Eigenladung der Membran und damit ihre Ionenselektivität von der Konzentration der angrenzenden Elektrolytlösung abhängt. So wurden an einer Reihe von KCl/Pergamentpapierketten bei gleichem Konzentrationsverhältnis $c_1/c_2 = 10$ in der →-Stellung die folgenden Membrandiffusionspotentiale gemessen:

Tabelle 5. *AgCl-Elektroden. Kette: $c_1$ KCl/Doppelpergamentmembran/$c_2$ KCl.* $T = 20^0$ C. *Mittel aus je 5 Messungen*

| $c_1/c_2$: | 1,0/0,1 | 0,5/0,05 | 0,1/0,01 | 0,01/0,001 | 0,001/0,0001 mol |
|---|---|---|---|---|---|
| mV | 1,1 | 3,6 | 10,7 | 20,9 | 20,8 |

Oberhalb der $10^{-2}/10^{-3}$ m-Stufe fällt demnach das Membranpotential rapide ab, und bei dem Konzentrationspaar 1,0/0,1 mol scheint die Ionenselektivität des Diaphragmas praktisch aufgehoben zu sein. — Ganz ähnlich verhält sich nach den Erfahrungen von MICHAELIS und HAYASHI (1926) auch ausgetrocknetes Kollodium.

Diese Situation muß sich naturgemäß auch auf die Ausbildung des GEE auswirken. Da von einer systematischen Variation des Selektivitätsgrades neue Aufschlüsse über den Mechanismus der Potentialveränderungen im Schwerefeld zu erwarten waren, wurde in den folgenden Versuchsreihen der Effekt des Übergangs in die beiden Vertikalstellungen ↑ und ↓ in den folgenden 3 Ketten verglichen:

$10^{-1}/10^{-2}$ m KCl, $10^{-2}/10^{-3}$ m KCl und $10^{-3}/10^{-4}$ m KCl.

Tabelle 6. *Verlauf des GEE in den 3 KCl/Pergamentpapiermembranketten $10^{-1}/10^{-2}$ m, $10^{-2}/10^{-3}$ m und $10^{-3}/10^{-4}$ m. Ausgangspotentiale (vgl. Tabelle 5) gleich Null gesetzt. Mittelwerte aus je 10 Versuchen.* $T = 20^0$ C

(Vorzeichen der verdünnteren Stufe)

| conc. | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 10 | 15 | → 1 | 5 | 10 | 15 min |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $10^{-1}/10^{-2}$ | 0,0 | 0,0 | +0,1 | +0,3 | +0,4 | +0,5 | +0,7 | +0,7 | +0,4 | +0,6 | +0,7 | +0,6 mV |
| $10^{-2}/10^{-3}$ | 0,0 | −3,5 | −2,5 | −2,1 | −1,7 | −1,6 | −1,1 | −0,9 | −0,2 | +1,7 | +2,7 | +3,0 mV |
| $10^{-3}/10^{-4}$ ↓ | 0,0 | −2,3 | −4,0 | −4,9 | −5,9 | −6,4 | −6,3 | −5,1 | −3,9 | −2,2 | −1,6 | −1,5 mV |
| $10^{-1}/10^{-2}$ ↑ | 0,0 | −2,1 | −3,1 | −3,7 | −4,1 | −4,3 | −5,4 | −5,8 | −1,3 | +0,8 | +1,0 | +1,1 mV |
| $10^{-2}/10^{-3}$ | 0,0 | −2,5 | −4,3 | −5,2 | −6,0 | −6,5 | −8,3 | −9,1 | −7,4 | −0,2 | +1,3 | +1,6 mV |
| $10^{-3}/10^{-4}$ | 0,0 | −0,4 | −1,1 | −1,9 | −2,7 | −3,1 | −4,8 | −5,6 | −6,8 | −5,3 | −3,5 | −2,8 mV |

Abb. 7 stellt das Gesamtergebnis graphisch dar. Die Kurven der 3↓-Effekte lassen eine ausgeprägte Tendenz zur Steigerung des Potentialverlustes bei fallenden Absolutkonzentrationen erkennen. Bei der mittleren und der niedersten Stufe wird ferner die bereits erwähnte Zweiphasigkeit des Reaktionsverlaufes deutlich: Auf einen anfänglich steilen Abfall folgt früher oder später ein Wiederanstieg. Die als Erklärungs-

prinzipien schon erwogenen Faktoren lassen sich nunmehr folgendermaßen beurteilen:

*α) Entladung der unteren Elektrode durch das Absinken der spezifisch schwereren Lösungsstufe.* Gegen diese Deutung kann jetzt außer den schon früher genannten Argumenten auch noch die Tatsache vorgebracht werden, daß der ↓-Effekt in der Kette mit den niedersten Absolutkonzentrationen, bei denen sich die beiden Stufen in ihrem Gewicht am wenigsten unterscheiden, als stärkste Negativierung erscheint, während beim konzentriertesten Lösungspaar sich stattdessen eine leichte Positivierung der Unterseite entwickelt. Nach Zahlenangaben aus LANDOLT-BÖRNSTEIN (Erg.-Bd. I, 1927) berechnen sich die prozentualen Gewichtsunterschiede zwischen der konzentrierteren und der verdünnteren Stufe in den 3 Ketten wie folgt:

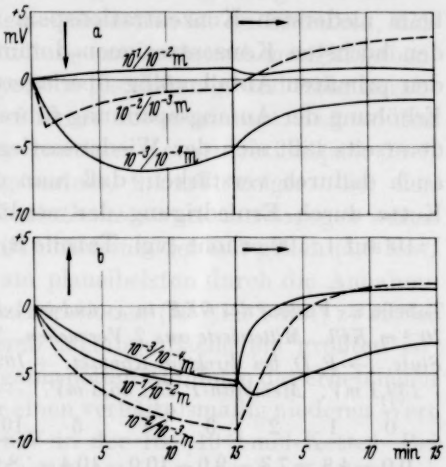


Abb. 7. Abhängigkeit des GEE von der Absolutkonzentration bei gleichem Gefälle 1/10. Membran: Pergamentpapier. AgCl-Elektroden (vgl. Tabelle 6)

Tabelle 7

| $c_1/c_2$: $10^{-3}/10^{-4}$ m | $10^{-2}/10^{-3}$ m | $10^{-1}/10^{-2}$ m KCl |
|---|---|---|
| %-Differenz: 0,0043 | 0,046 | 0,44 |

*β) Relativ stärkere Erhöhung der Anionen-Beweglichkeit im Schwerefeld.* Diese Deutung wird durch den Befund gestützt, daß der Potentialverlust in der niedersten Konzentrationsstufe das höchste Ausmaß erreicht, also dann, wenn die Ionenselektivität der Membran noch kaum beeinträchtigt ist. Es liegt demnach die folgende Erklärung des Reaktionsmechanismus nahe (vgl. BRAUNER 1942, S. 97): In der →-Stellung wird die Beweglichkeit der Anionen noch weitgehend von der Membran kontrolliert, und zwar um so stärker, je höher deren negative Eigenladung ist. Bei der Überführung des Systems in die ↓-Lage verursacht die beschleunigende Wirkung der Schwerkraft bereits einen Durchtritt von Anionen durch die Membran. Mit dem Übergang in das freie Medium wird ihre Beweglichkeit sprunghaft erhöht. Da andererseits die Front der voraneilenden Kationen bereits in der →-Stellung außerhalb der Membran liegt, wird ihre Beweglichkeit vor allem durch die elektrostatische Bindung an die zurückbleibenden Anionen limitiert. Wird

nun in der ↓-Stellung die Anionenfront durch die Schwerkraft aus der Membran in das freie Medium verlagert, so kann sich auch die Kationenfront von der Grenzschicht entfernen. Der jetzt möglich gewordene Ausgleich der Beweglichkeiten muß zu einer Annäherung der Ionenpartner führen, der als Potentialverlust in Erscheinung tritt.

Die zweite Phase der Reaktion, der Wiederanstieg des Potentials, ist beim niedersten Konzentrationspaar am schwächsten ausgebildet, bei den höchsten Konzentrationen dominiert sie dagegen so sehr, daß sie den primären Abfall völlig überlagert und sogar zu einer schwachen Erhöhung der Anfangsspannung führen kann ($10^{-1}/10^{-2}$ m-Kette!). Andererseits läßt sich der Wiederanstieg des Potentials in der ↓-Stellung auch dadurch verstärken, daß man den Konzentrationssprung in der Kette durch Erniedrigung der verdünnteren Stufe auf $10^{-4}$ mol von 1:10 auf 1:100 erhöht (vgl. Tabelle 8):

Tabelle 8. *Verlauf des GEE in ↓- und in ↑-Stellung bei der Kette $10^{-2}$ m/Membran/$10^{-4}$ m KCl. Mittelwerte aus 7 Versuchen.* T = 20° C. *Vorzeichen der verdünnteren Stufe. →-P.D. bei direktem Kontakt: + 102,8 mV, →-P.D. in der Membrankette: 139,1 mV. Membran-P.D.: 36,3 mV. →-Ausgangspotential gleich Null gesetzt*

| | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 10 | 15 | → 1 | 5 | 10 | 15 min |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ↓ | 0,0 | −4,8 | −7,3 | −9,0 | −10,0 | −10,4 | − 8,9 | − 7,3 | − 4,9 | + 1,1 | + 3,0 | + 3,3 mV |
| ↑ | 0,0 | −4,0 | −5,7 | −7,1 | − 8,3 | − 9,2 | −11,9 | −13,3 | −11,6 | + 1,1 | + 3,6 | + 4,1 mV |

Diese Situation legt den Gedanken nahe, daß für die *zweite* Phase der ↓-Reaktion der schon von UNMACK (1937) vermutete Sedimentierungsfaktor verantwortlich sein könnte, der in der ↓-Stellung an der unteren Membranfläche zu einer optimalen Aufrechterhaltung des Konzentrationsgradienten führen muß. Eine solche Massenverschiebung kann sich bei den geringen Gewichtsunterschieden und den hohen Reibungswiderständen im System nur langsam entwickeln. Daraus erklärt sich vermutlich das verspätete Sichtbarwerden ihrer elektrischen Auswirkung. Für diese Interpretation spricht ferner die Beobachtung, daß die sekundäre Potentialzunahme stets um so deutlicher in Erscheinung tritt, je größer der relative Gewichtsunterschied zwischen den beiden Stufen der Kette ist.

Nach diesen Erfahrungen läßt sich jetzt auch der Mechanismus der ↑-Reaktionen besser verstehen. Hier sind von vornherein ebenfalls 2 grundsätzlich verschiedene Möglichkeiten in Erwägung zu ziehen:

1. Eine Sedimentierung der durch das Diaphragma hindurchdiffundierten konzentrierteren Lösung auf der oberen Membranfläche mit ihren potentialvermindernden Folgen, die sich daraus ergeben, daß die Beweglichkeit der Ionen an der Diffusionsfront der Kontrolle durch die selektive Membran entzogen wird.

2. Ein relativ stärkeres Zurücksinken der in das freie Medium vorgedrungenen Kationen, die dem Zug der Schwerkraft leichter folgen können als die im Membrangerüst stärker behinderten Anionen. Die dadurch induzierte Annäherung der beiden Ionenfronten muß durch die Zunahme ihrer elektrostatischen Anziehung noch begünstigt werden.

Bei der Beurteilung der komplexen Situation ist zu bedenken, daß die beiden Faktoren, die in der ↓-Stellung antagonistisch gewirkt haben, in der ↑-Lage das Potential des Systems gleichsinnig, und zwar herabsetzend beeinflussen müssen. Es sei ferner daran erinnert, daß bei den drei untersuchten 1:10-Ketten das mittlere Konzentrationspaar $10^{-2}/10^{-3}$ mol den stärksten Spannungsverlust, 9,1 mV, zeigte. Bei den höchsten und bei den niedersten Absolutkonzentrationen dagegen waren die Effekte beträchtlich geringer und untereinander fast gleich (5,6 bzw. 5,8 mV). Dieser Befund läßt sich am plausibelsten durch die Annahme deuten, daß bei den höchsten Konzentrationen ($10^{-1}/10^{-2}$ mol) zwar der Sedimentierungseffekt an der oberen Membranfläche am größten ist, andererseits aber schon das →-Ausgangspotential infolge des erheblichen Ladungsverlustes der Membran nur einen verhältnismäßig niederen Wert erreicht: 10,7 mV gegenüber 20,4 mV in der $10^{-2}/10^{-3}$ mol-Kette! Bei den niedersten Konzentrationen ($10^{-3}/10^{-4}$ m) müssen die Verhältnisse gerade umgekehrt liegen: Infolge der hohen Eigenladung der Membran ist hier zwar das Ausgangspotential, d. h. der anfängliche Abstand der Ionenfronten groß, und damit ist auch ein hinreichender Spielraum für dessen Verringerung im Schwerefeld gegeben. Andererseits muß in dieser Kette aber der Sedimentierungseffekt infolge des geringen Gewichtsunterschiedes zwischen den beiden sehr verdünnten Lösungen klein bleiben. — Beim mittleren Konzentrationsbereich ($10^{-2}/10^{-3}$ m) sind dagegen die beiden Teileffekte noch so groß, daß ihre Summierung zu einem Höchstwert des gesamten Potentialverlustes führt.

Noch höhere ↑-Effekte (—13,3 mV) entwickeln sich infolge des gleichen Summierungsprinzips in der 1:100-Kette ($10^{-2}/10^{-4}$ mol KCl), da hier die Membranladung bereits ihr Maximum erreicht und andererseits der Gewichtsunterschied zwischen den beiden Konzentrationsstufen größer ist als in der $10^{-2}/10^{-3}$ mol- und in der $10^{-3}/10^{-4}$ mol-Kette: 0,051% (vgl. Tabelle 7). Dazu kommt aber auch noch die Wirkung des höheren Diffusionsdrucks, der den Abstand zwischen den Ionenfronten schon in der →-Ausgangsstellung erweitert und dadurch ihren Bewegungsspielraum in den Vertikalstellungen vergrößert.

### *5. Konzentrationsgradient und GEE*

Aus dem zuletzt geschilderten Versuch war bereits zu entnehmen, daß die geoelektrische Reaktionsfähigkeit einer Membrankette weitgehend von der Höhe des einwirkenden Konzentrationsgradienten ab-

hängt. Da eine genaue Kenntnis dieser Beziehung auch zur Beurteilung der Realität des neuerdings recht problematisch gewordenen GEE zweiter Art unerläßlich ist, wurde in der folgenden Versuchsreihe das Verhalten einer größeren Anzahl von Konzentrationsstufen systematisch verglichen. Sämtliche Messungen wurden mit AgCl-Elektroden vorgenommen. Als Elektrolyt diente wieder KCl, als Membran ein Doppelscheibchen Pergamentpapier. In der gesamten Vergleichsserie wurde die niederere Konzentrationsstufe stets gleich gewählt: $10^{-3}$ mol KCl; die höhere Stufe wurde von $10^{-3}$ bis $10^{-1}$ mol variiert. Insgesamt wurden 6 Gradienten von 1:1 bis 100:1 geprüft.

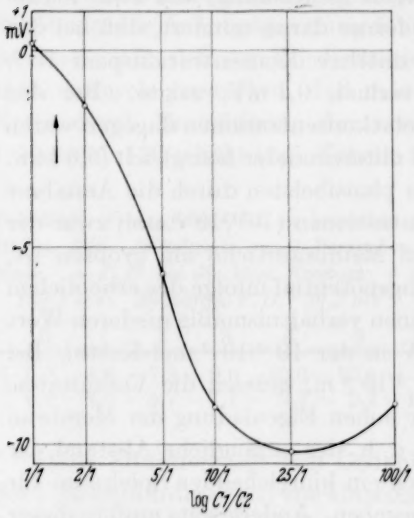


Abb. 8. Abhängigkeit des ↑-GEE vom Konzentrationsgefälle. Ordinate: Potentialverlust nach 15 min ↑-Stellung. Abszisse: log $c_1/c_2$. AgCl-Elektroden (vgl. Tabelle 9)

**a) Der ↑-GEE.** Zuerst seien die übersichtlicheren Verhältnisse bei der ↑-Reaktion geschildert. Da die Potentialkurve hier ohne Zwischenphase stetig zu einem definierten Endwert führt, konnte als Maßstab für die Größe der Effekte der gesamte Spannungsverlust am Ende der Beobachtungszeit gewählt werden.

Aus dem Gang dieser Werte (Abbildung 8) lassen sich bereits 2 wichtige Tatsachen ablesen:

1. Der ↑-GEE sinkt bei fallenden Konzentrationsgradienten drastisch ab und erreicht bei Konzentrationsgleichheit zu beiden Seiten der Membran praktisch den Wert Null (der mittlere Fehler des Mittelwertes $+0{,}19$ beträgt $\pm 0{,}32$!).

2. Bei Erhöhung des Gradienten über das Verhältnis 10:1 nimmt der GEE nur noch geringfügig bis zu einem Maximum bei 25:1 zu und fällt dann gegen den höchsten Gradienten 100:1 wieder etwas ab.

Der erste dieser Befunde, der mit den Erfahrungen von SEITZ (1955) übereinstimmt, läßt keinen Zweifel mehr daran, daß ein *bleibender* GEE nur in *Konzentrationsketten* entstehen kann. Der früher als eigenes Phänomen beschriebene GEE zweiter Art hat sich also auch nach diesem Test als ein apparatives Artefakt erwiesen. Diese Feststellung bezieht sich jedoch nur auf das endgültige Potentialgleichgewicht im vertikal gestellten System. Im nächsten Abschnitt wird gezeigt werden, daß die Schwerkraft schwache, vorübergehende Potentialschwankungen auch in symmetrischen Ketten hervorzurufen vermag. Diese Frage wird uns später noch einmal beschäftigen.

Der zweite Befund, der die Wirkung der Konzentration angeht, zeigt zunächst, daß eine Erhöhung des Gradienten den ↑-GEE nur innerhalb eines begrenzten, mittleren Bereichs annähernd proportional dem log $c_1/c_2$ ansteigen läßt. Die Beobachtung, daß eine weitere Steigerung des Konzentrationssprunges sich nicht mehr proportional auswirkt und schließlich sogar zu einer Abnahme des GEE führt, erklärt sich aus der zunehmenden Entladung der Membran im Kontakt mit der höheren Konzentrationsstufe der Kette.

Einer analogen Situation sind wir schon in unseren Versuchen über den Einfluß der Absolutkonzentration bei konstantem Gradienten 1:10 begegnet (vgl. S. 462).

Daß diese Interpretation begründet ist, geht aus den Werten für die →-Membrandiffusionspotentiale in der Tabelle 9 hervor, die als die

Tabelle 9. *Konzentrationsgefälle und ↑-GEE. Potentialverlust nach 15 min. Mittel aus je 10 Einzelversuchen.* T = 20° C. *Niedere Konzentration stets $10^{-3}$ mol*

| Gefälle | 1:1 | 2:1 | 5:1 | 10:1 | 25:1 | 100:1 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| →-Ausgangs-P.D. (gesamt) . | 0,0 | 24,6 | 53,2 | 74,4 | 99,5 | 119,9 mV |
| →-Ausgangs-Membran-P.D. . | 0,0 | 7,6 | 16,1 | 20,9 | 18,1 | 15,0 mV |
| P.D.-Veränderung nach 15 min | +0,19 | −1,4 | −5,7 | −9,1 | −10,2 | −9,0 mV |

Differenz zwischen den Potentialen der Kette mit und ohne zwischengeschaltete Membran berechnet worden sind. Die Zahlen lassen erkennen, daß das Membrandiffusionspotential bereits beim Gefälle 10:1 mit 20,9 mV sein Maximum erreicht, während die Gesamtspannung der Kette bis zum höchsten der untersuchten Gradienten 100:1 noch erheblich weiter ansteigt. Dabei weist die Tatsache, daß der ↑-GEE trotz des jetzt einsetzenden Abfalls des Membrandiffusionspotentials noch bis zur nächsten Konzentrationsstufe (25:1) zunimmt, darauf hin, daß die geïsche Reaktionsfähigkeit des Systems auch vom Elektrodenpotential in der Kette mitbestimmt wird.

Die Abhängigkeit des Ausmaßes des ↑-GEE vom Konzentrationssprung läßt vermuten, daß dabei der Diffusionsdruck an der selektiven Membran eine entscheidende Rolle spielt. Die Beweglichkeit der beteiligten Ionen kann durch das Schwerefeld um so leichter beeinflußt werden, je größer ihr gegenseitiger Abstand von vornherein ist: Denn die dadurch bedingte Verringerung ihrer elektrostatischen Bindung muß ihre unabhängige Verschiebbarkeit zweifellos erhöhen.

**b) Der ↓-GEE.** Schwieriger als beim ↑-GEE läßt sich beim Effekt in der inversen Stellung ein eindeutiges Maß für den Umfang der Reaktion finden, die hier ja in der Regel zweiphasig verläuft. Ihr am besten faßbarer Ausdruck ist der markante anfängliche P.D.-Abfall, der fast stets bereits während der ersten 3 min ein gut definiertes Spannungsminimum erreicht. Wird dessen Wert gegen den log $c_1/c_2$ dargestellt,

so ergibt sich eine Funktionsbeziehung, die von der bei der ↑-Gesamtreaktion gefundenen etwas abweicht (Abb. 9).

Tabelle 10. *Konzentrationsgefälle und ↓-Reaktionsmaximum. Versuchsdaten wie in Tabelle 9*

| Gefälle | 1:1 | 2:1 | 5:1 | 10:1 | 25:1 | 100:1 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Maximum des P.D.-Abfalls nach 1—3 min . . . . . | $-0{,}64 \pm 0{,}15$ | $-0{,}9$ | $-1{,}9$ | $-3{,}5$ | $-6{,}7$ | $-9{,}8$ mV |

Zunächst fällt auf, daß schon in der symmetrischen Kette $10^{-3}$ m KCl/Membran/$10^{-3}$ m KCl 1 min nach dem Vertikalstellen stets eine vorübergehende schwache Negativierung der unteren Elektrode auftritt, die trotz ihres geringen Ausmaßes statistisch gesichert ist: $-0{,}64 \pm 0{,}15$ mV (Abb. 10).

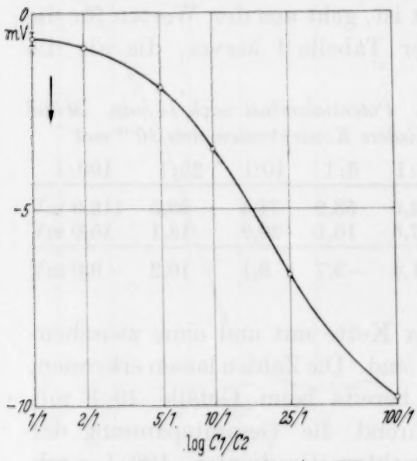


Abb. 9. Abhängigkeit des ↓-GEE vom Konzentrationsgefälle. Ordinate: Maxima des Potentialverlustes in der ↓-Stellung. Abszisse: log $c_1/c_2$. AgCl-Elektroden (vgl. Tabelle 10)

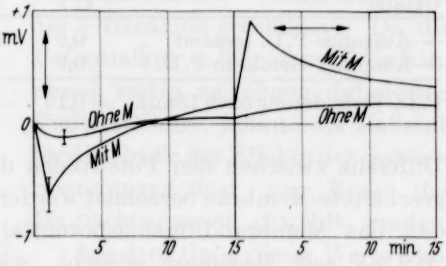


Abb. 10. Verlauf des GEE in der symmetrischen Kette $10^{-3}$ m KCl/$10^{-3}$ m KCl mit und ohne zwischengeschaltete Membran. Ordinate stark überhöht. AgCl-Elektroden (vgl. Tabelle 11)

In den Konzentrationsketten tritt beim Übergang in die ↓-Lage als analoge Phase ein Spannungsverlust auf, dessen Größe bei zunehmendem Gefälle und Ausgangspotential zuerst langsam, vom Gradienten 5:1 an merklich steiler anwächst. Anders als bei der ↑-Gesamtreaktion kommt es hier nicht zur Ausbildung eines Zwischenmaximums, die Kurve fällt bis zum höchsten Gradienten der Reihe 100:1 stetig ab.

Die Faktoren, die in Konzentrationsketten für den Potentialabfall in der ↓-Stellung verantwortlich sein dürften, wurden bereits in einem früheren Abschnitt diskutiert (vgl. S. 460). Die Ursachen der Reaktion im symmetrischen System sind dadurch jedoch noch nicht geklärt. Es ist zunächst zu bedenken, daß hier die Ionen an der Membrangrenze keinem Diffusionsdruck ausgesetzt sind. Der einzige Faktor, der bei fehlendem Konzentrationsgradienten bereits in der →-Stellung zu einem geringfügigen Auseinanderrücken der Ionenpartner führen kann, ist die

negative Eigenladung der Membransubstanz, die eine elektrostatische Anziehung der Kationen und Abstoßung der Anionen verursacht. Wird das System nun vertikal gestellt, so ist mit einem Absinken der von der Membranfläche abgedrängten und darum freier beweglichen Anionen zu rechnen, was als Negativierung der unteren Elektrode in Erscheinung treten muß. Offenbar ist diese Ionentrennung jedoch nur von kurzer Dauer. Die vorangeeilten Anionen müssen bald äquivalente Mengen von Kationen elektrostatisch nachziehen, wobei die anfängliche Potentialdifferenz wieder abklingt.

Da das System diesmal nicht durch fremde Ionenquellen in eine Konzentrationskette verwandelt worden sein konnte, entspricht das beobachtete Phänomen einem wahren geoelektrischen Effekt zweiter Art. Er unterscheidet sich von der seinerzeit irrtümlich als $GEE_2$ beschriebenen Reaktion durch sein Vorzeichen und sein um mindestens eine Zehnerpotenz geringeres Ausmaß.

Einer ähnlichen Erscheinung dürfte Seitz bei seiner Analyse des GEE begegnet sein. Er deutete sie jedoch als einen Wärmeeffekt, hervorgerufen durch ein vertikales Temperaturgefälle von 1—2° C/m in seinem Versuchsraum. Diese Interpretation schien ihm dadurch bewiesen zu sein, daß bei thermischer Isolierung einer der beiden Elektrodenröhren der Effekt ausblieb. Nun bestand zwischen der Seitzschen Versuchsanordnung und der unseren ein wesentlicher Dimensionsunterschied. Seitz verwendete ein Röhrensystem von 1 m Gesamtlänge, während unser Elektrodenpaar nur 15 cm lang war. Ferner betrug der vertikale Temperaturgradient in unserem Laboratorium höchstens 0,25° C/m, d. h. ~0,04° C/15 cm. Dann ist noch zu bedenken, daß die beobachtete Potentialdifferenz bereits 1 min nach dem Vertikalstellen der Röhren ihren Höhepunkt erreicht hat. Nach dieser kurzen Zeit ist jedoch eine Angleichung des thermisch trägen Systems an eine so geringfügige Temperaturdifferenz kaum denkbar. Das wichtigste Argument gegen die thermische Natur der geschilderten Reaktion ist schließlich die Beobachtung, daß unsere kurzen Elektroden (im Gegensatz zur Apparatur von Seitz) ohne Zwischenschaltung einer Membran kaum reagieren. In 5 Einzelversuchen wurde nach 1 min ein durchschnittlicher Effekt von nur $-0{,}12 \pm 0{,}06$ mV (Vorzeichen der unteren Elektrode) gemessen (vgl. Abb. 10). Bei seinem relativ hohen $F_m$ ist dieser Wert statistisch nicht mehr gesichert.

Alle diese Indizien lassen also kaum mehr daran zweifeln, daß die etwa 5mal stärkere Reaktion im membranhaltigen System tatsächlich einen GEE zweiter Art darstellt. Bei seinem geringen Ausmaß und seiner kurzen Dauer dürfte diesem Effekt wohl keine wesentliche physiologische Bedeutung zukommen. Dennoch ist der Befund, daß die Schwerkraft auch in Membransystemen *ohne Konzentrationsgradienten* meßbare Potentialveränderungen hervorrufen kann, nicht ohne prinzipielles Interesse.

### *6. Verhalten von Elektroden mit Gelatine-Diaphragmen*

Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, ist die Eindeutigkeit unserer früheren mit Gelatinediaphragmen-Elektroden gewonnenen Ergebnisse von mehreren Seiten bezweifelt worden. Eine kritische Nach-

prüfung der möglichen Fehlerquellen bestätigte in der Tat die Berechtigung dieser Bedenken. Das fragliche Elektrodenmodell war seinerzeit gewählt worden, weil in ihm der erforderliche Grad von Unpolarisierbarkeit von der Natur des zu prüfenden Elektrolyten unabhängig ist. Bei der Untersuchung elektrodenfremder Ionen war dieses Ziel jedoch nur dadurch zu erreichen, daß das depolarisierende System $Zn/ZnSO_4$ durch ein möglichst indifferentes Diaphragma von der Versuchslösung getrennt wurde. Daraus ergeben sich aber, wie schon angedeutet, zwei Fehlerquellen, deren Tragweite in unseren früheren Arbeiten nicht hinreichend berücksichtigt worden war:

1. Das als Diaphragma verwendete Gelatinegel ist chemisch keineswegs so indifferent, wie wir ursprünglich vorausgesetzt hatten. Es gibt, worauf uns, wie schon erwähnt, zuerst Herr HERTZ (Lund) aufmerksam gemacht hat, lösliche Elektrolyte ab, die sich an der geoelektrischen Reaktion mitbeteiligen.

2. Die Konzentration des $ZnSO_4$ in der Elektrodenkammer mußte, um die notwendige Depolarisation zu gewährleisten, hoch gewählt werden (1,5mol). Daraus ergab sich die Gefahr, daß im Verlauf des Versuchs meßbare Mengen des Salzes in die Ableitekammern eindrangen und hier das zu untersuchende System elektrisch, und in manchen Fällen auch chemisch, veränderten.

In den folgenden Versuchen soll nun geprüft werden, in welchem Sinn und Umfang diese beiden Fehlerquellen unsere früheren Meßergebnisse beeinflußt haben konnten.

**a) Der Effekt reiner Gelatine.** Zur Untersuchung der geoelektrischen Wirkung der Gelatine wurde die folgende Anordnung gewählt. In der Mitte des geraden Glasrohres der bisher verwendeten Silberelektroden wurde mit einem erwärmten Glasstab ein etwa 4 cm langer Strich geschmolzener reiner 15%-Gelatine aufgetragen. Nach deren Erstarren wurden beide Röhren mit $10^{-3}$ mol KCl gefüllt. Die so vorbereiteten Elektroden wurden nunmehr zunächst in horizontaler Stellung entweder direkt oder unter Zwischenschaltung einer Membran miteinander in Kontakt gebracht. Nach Erreichung von Potentialkonstanz wurde das System 15 min lang vertikal gestellt. Zum Vergleich diente ein gelatinefreies AgCl-Elektrodenpaar mit symmetrischer $10^{-3}$ mol KCl-Füllung.

Aus dieser Versuchsgruppe ergeben sich bereits einige wichtige Tatsachen. Im gelatine- und membranfreien System entwickelt sich, wie erwartet, praktisch keine geoelektrische Reaktion. Aber auch bei Zwischenschaltung von Membranen bleibt der seinerzeit beobachtete und als GEE zweiter Art interpretierte auffällige Potentialanstieg an der Unterseite (vgl. BRAUNER 1942, S. 90f.) vollkommen aus. Stattdessen kam es hier zu der schon im Abschnitt 5/b beschriebenen sehr schwachen, vorübergehenden Negativierung der Unterseite, ein Effekt,

der an die negative Phase der↓-Reaktion in Konzentrationsketten erinnert.

Dieser Gegensatz wird durch das Ergebnis der dritten Versuchsanordnung verständlich, bei der die Elektrodenröhren mit Gelatinegel beschickt waren. Hier entwickelt sich unmittelbar nach dem Vertikalstellen stoßartig eine beträchtliche Positivierung der Unterseite (+22,9 mV), die schon nach 1 min ihr Maximum erreicht und dann fast ebenso steil wieder abklingt (Abb. 11). Damit hatte sich die eingangs erwähnte Vermutung von HERTZ bestätigt, daß der sog. GEE zweiter Art auf eine Verlagerung von Diffusionsprodukten der Gelatine im Schwerefeld zurückzuführen sei.

Zur weiteren Analyse des Vorgangs wurden nunmehr asymmetrische Ketten untersucht, in denen nur eine der beiden Elektrodenröhren einen Gelatinebelag enthielt. Beide Röhren wurden mit der gleichen Elektrolytlösung, $10^{-3}$ mol KCl, gefüllt und entweder direkt oder unter Zwischenschaltung von 2 Pergamentpapiermembranen miteinander verbunden.

Tabelle 11. *GEE im gelatinefreien und gelatinehaltigen AgCl-Elektrodensystem. Elektrolytfüllung $10^{-3}$ m KCl, symmetrisch. Pergamentdoppelmembran. Vorzeichen der unteren Elektrode. Mittel aus je 10 Versuchen. →-Ausgangs-P.D.: 0,0 mV*

| Elektroden | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 10 | 15 | ↔ 1 | 5 | 10 | 15 min |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ↑ Ohne Gelatine und ohne Membran | 0,0 | −0,10 | −0,12 | −0,12 | −0,08 | −0,02 | +0,04 | +0,04 | +0,10 | +0,12 | +0,16 | +0,16 mV |
| Ohne Gelatine, mit Membran | 0,0 | −0,64 | −0,49 | −0,34 | −0,23 | −0,17 | −0,07 | +0,19 | +0,92 | +0,56 | +0,41 | +0,35 mV |
| Mit Gelatine, mit Membran ↓ | 0,0 | +22,9 | +16,5 | +11,8 | +8,7 | +6,8 | +3,3 | +2,9 | +1,9 | +0,8 | +0,9 | +0,9 mV |

Tabelle 12. *GEE im AgCl-Elektrodensystem bei einseitiger Gelatinefüllung. $10^{-3}$ m KCl symmetrisch. Vorzeichen der gelatinefreien Elektrode. →-Ausgangspotentiale: ohne Membran +0,6 mV, mit Membran +2,4 mV. ↓: gelatinefreie Elektrode unten, ↑: oben. Anfangswerte gleich Null gesetzt. T = 20° C. Mittel aus je 5 Messungen*

| Kontakt | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 10 | 15 | → 1 | 5 | 10 | 15 min |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ↓ Ohne Membran | 0,0 | −2,0 | −3,8 | −4,2 | −4,4 | −4,8 | −7,1 | −9,5 | −9,4 | −6,3 | −4,3 | −3,7 mV |
| ↓ Mit Membran | 0,0 | +25,1 | +20,5 | +16,2 | +13,5 | +11,8 | +8,0 | +7,4 | +9,1 | +5,9 | +5,5 | +5,3 mV |
| ↑ Ohne Membran | 0,0 | +2,4 | +3,4 | +4,3 | +5,1 | +5,9 | +9,3 | +11,9 | +10,6 | +8,3 | +7,2 | +7,1 mV |
| ↑ Mit Membran | 0,0 | +3,6 | +4,9 | +6,1 | +7,1 | +8,0 | +10,9 | +12,8 | +11,9 | +9,2 | +7,9 | +7,8 mV |

Das sehr charakteristische Ergebnis dieser 4 Versuche läßt sich folgendermaßen beschreiben: Im membranfreien System verursacht die Gegenwart von Gelatine in der oberen Elektrode eine allmähliche Negativierung der Unterseite. In der Inversstellung kommt es zu einer Positivierung der oberen, gelatinefreien Elektrode, d. h. in beiden Fällen wird die untere Elektrode negativ gegenüber der oberen (Abb. 12a und b). Die nächstliegende Interpretation dieses Befundes kann von der Tatsache ausgehen, daß das Potential einer AgCl-Elektrode von der $Cl^-$-Konzentration des umgebenden Mediums abhängig ist. Ihre Erniedrigung wirkt positivierend, ihre Erhöhung relativ negativierend. Nun ist zu bedenken, daß selbst reinste Gelatine merkliche Mengen löslicher Chloride enthält (vgl. BEERSMANS 1955). Im membranfreien System ist daher mit einer Sedimentierung der aus der Gelatine ausdiffundierenden Chloride an der jeweils unteren Elektrode zu rechnen, was elektrisch in deren relativen Negativierung zum Ausdruck kommen muß. Dieser Effekt ist in unserem ↓-Versuch unmittelbar zu erkennen. In der ↑-Stellung kommt er als Positivierung der oberen, gelatinefreien Elektrode zum Ausdruck.

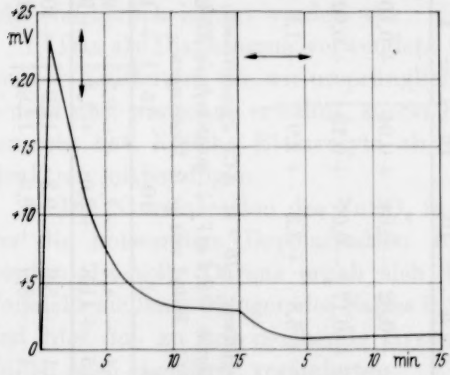

Abb. 11. GEE in der symmetrischen $10^{-3}$ m KCl-Kette bei Auskleidung beider Elektrodenröhren mit Gelatine. AgCl-Elektroden (vgl. Tabelle 12)

In der Membrankette erscheinen die Verhältnisse etwas komplexer. Der Übergang in die ↓-Lage führt hier, ähnlich wie in den vorigen Versuchen mit symmetrischer Gelatinefüllung, zu einer stoßartigen Positivierung der *unteren* Elektrode, die auch hier bald wieder abklingt, allerdings merklich weniger steil.

Die Reaktion in der ↑-Stellung unterscheidet sich dagegen kaum von der im membranfreien System.

Auch diese Befunde sind nicht schwer zu verstehen. In der ↑-Lage können sich die Cl-Ionen wieder unbehindert an der unteren AgCl-Elektrode ansammeln, da der Gelatinebelag hier ja unterhalb der Membran liegt. In der ↓-Stellung ist die Situation dagegen dadurch kompliziert, daß die Diffusate jetzt auf ihrem Sedimentierungsweg die Membran zu passieren haben. Damit sind aber die Bedingungen für die Entstehung eines positiven Membrandiffusionspotentials gegeben, da die absinkenden Elektrolyte sich zunächst auf der oberen Membranfläche ansammeln müssen. Sie erzeugen hier einen steilen Konzentrationsgradienten gegen die untere, anfangs nur $10^{-3}$ mol KCl enthaltende

Elektrode. Dies ist vermutlich die Ursache der unmittelbar einsetzenden starken Positivierung der Unterseite. Der anschließende Potentialrückgang dürfte, wenigstens zum Teil, dem allmählichen Eindringen von Cl-Ionen in die untere Elektrodenkammer zuzuschreiben sein. Die Tatsache, daß diese zweite Phase bei beiderseitiger Gelatinefüllung noch ausgeprägter gewesen ist, erklärt sich wohl dadurch, daß dort die aus dem unteren Gelatinebelag exosmierenden Elektrolyte unmittelbar und daher in höherer Konzentration an die untere AgCl-Elektrode gelangen konnten.

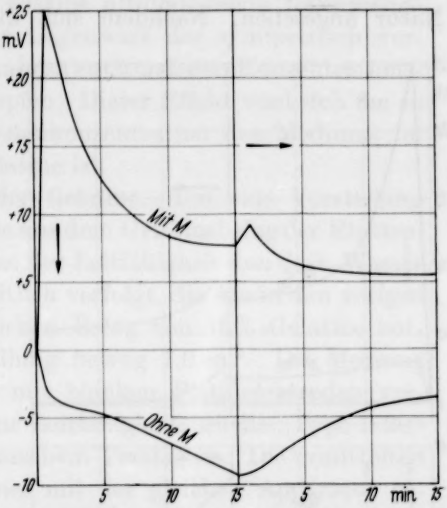


Abb. 12a. ↓-GEE bei Gelatineauskleidung nur einer der beiden AgCl-Elektrodenröhren. Gelatinehaltige Elektrode *oben*. Kette: $10^{-3}$ m KCl symmetrisch, mit und ohne zwischengeschaltete Membran (vgl. Tabelle 12)

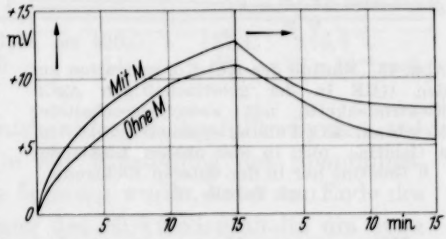


Abb. 12b. Kette wie in Abb. 12a, jedoch gelatinehaltige Elektrode *unten*. ↑-GEE mit und ohne zwischengeschaltete Membran (vgl. Tabelle 12)

Vergleichen wir diese Ergebnisse mit dem seinerzeit an symmetrisch gefüllten $Zn/ZnSO_4$-Gelatineelektroden beobachteten „$GEE_2$", so erscheint ihr Reaktionsverlauf so ähnlich, daß es jetzt naheliegt, auch jene alten Versuche in gleicher Weise zu deuten. Die geringere Höhe des damals bei $10^{-3}$ mol KCl gemessenen Potentialmaximums (+10,9 mV) erklärt sich vermutlich dadurch, daß die Gelatinediaphragmen der Zn-Elektroden infolge der vorherigen Wässerung elektrolytärmer gewesen sind; das relativ schwächere Absinken der erreichten Spannung dagegen aus der Tatsache, daß bei den Zn-Elektroden die Sedimentierung der Gelatine-Elektrolyte keine Entladung des Elektrodenmetalls verursachen konnte.

**b) Einfluß der Konzentration der Ableitelösung.** Bei unserer ersten Untersuchung des „$GEE_2$" in Zink-Gelatineelektroden fiel es auf, daß die Höhe der entstehenden Potentiale weitgehend von der Konzentration der KCl-Lösung in den Kontaktkammern bestimmt wird. Bei den damals geprüften 3 Stufen entwickelten sich die folgenden Spannungsmaxima:

| Konz. KCl: | $10^{-1}$ | $10^{-2}$ | $10^{-3}$ mol. |
|---|---|---|---|
| P. D.-Maximum: | 0,0 | + 2,1 | + 10,9 mV |

(Vorzeichen der unteren Elektrode, vgl. Brauner 1942, S. 90)

Da in jenen Versuchen die Mitbeteiligung der Gelatine des Elektrodendiaphragmas noch nicht erkannt war, wurde die auffällige Konzentrationsabhängigkeit des Effekts als ein Beweis für seine elektrokinetische Natur angesehen. Nachdem sich diese Voraussetzung nunmehr als irrig erwiesen hatte, mußte für den beobachteten Konzentrationseffekt eine andere Erklärung gesucht werden. Dazu war vorerst zu prüfen, wie der eben untersuchte GEE in gelatinehaltigen AgCl-Elektrodenketten von der Konzentration der eingefüllten KCl-Lösung abhängt. Es wurden die gleichen Stufen untersucht wie in den oben erwähnten früheren Versuchen mit $Zn/ZnSO_4$/Gelatineelektroden.

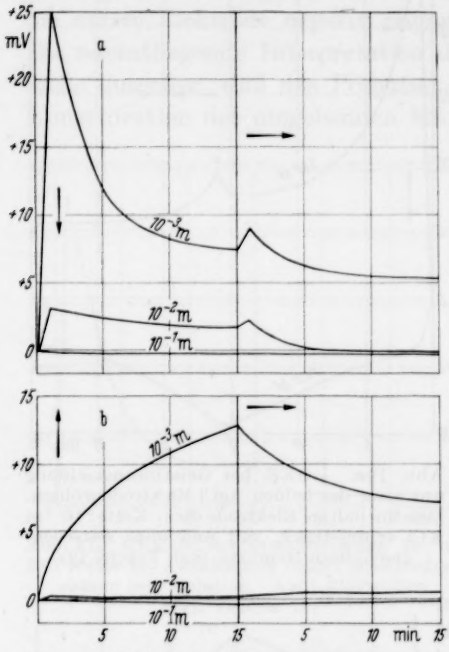


Abb. 13. Einfluß der KCl-Konzentration auf den GEE in der gelatinehaltigen AgCl-Elektrodenkette mit zwischengeschalteter Membran. KCl-Füllung symmetrisch $10^{-3}$ m. a Gelatine nur in der oberen Elektrode; b Gelatine nur in der unteren Elektrode (vgl. Tabelle 13)

Der Einfluß der KCl-Konzentration entspricht hier weitgehend dem in den alten Versuchen (Tabelle 13). Bei $10^{-2}$ m erreicht der GEE in der ↓-Stellung nur etwa $^1/_8$ seines Wertes bei $10^{-3}$ m, und bei $10^{-1}$ m ist die Reaktion praktisch unterdrückt. Noch drastischer wirkt sich die Konzentrationssteigerung in der inversen Stellung (↑) aus. Hier wird bereits bei $10^{-2}$ m jede gerichtete Potentialveränderung verhindert (vgl. Abb. 13).

Wenn unsere Voraussetzung berechtigt ist, daß die Gegenwart von Gelatine das vorher homogene System zu einer Konzentrationskette

Tabelle 13. *„$GEE_2$" und Elektrolytkonzentration. Gelatinebelag in einer Röhre. Elektroden: Ag/AgCl. Füllung: 0,1 m, 0,01 m bzw. 0,001mol. KCl. Membran: 2 Pergamentpapierscheibchen. Vorzeichen der gelatinefreien Röhre. Ausgangspotential: 0,0 mV, $T = 20^0$ C*

| Konz. | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 10 | 15 | → 1 | 5 | 10 | 15 min |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0,1 m | 0,0 | 0,0 | −0,1 | −0,1 | −0,1 | −0,1 | −0,2 | −0,2 | −0,2 | −0,2 | −0,1 | −0,1 mV |
| 0,01 m | 0,0 | +0,3 | +0,2 | +0,2 | +0,2 | +0,1 | +0,2 | +0,2 | +0,3 | +0,6 | +0,6 | +0,5 mV |
| 0,001 m | 0,0 | +3,6 | +4,9 | +6,1 | +7,1 | +8,0 | +10,9 | +12,8 | +11,9 | +9,2 | +7,9 | +7,8 mV |
| 0,1 m | 0,0 | 0,0 | 0,0 | −0,1 | −0,1 | −0,1 | −0,2 | −0,2 | −0,2 | −0,3 | −0,3 | −0,3 mV |
| 0,01 m | 0,0 | +3,3 | +3,1 | +2,9 | +2,7 | +2,5 | +1,9 | +1,7 | +2,3 | +0,3 | 0,0 | −0,1 mV |
| 0,001 m | 0,0 | +25,1 | +20,5 | +16,2 | +13,5 | +11,8 | +8,0 | +7,4 | +9,1 | +5,9 | +5,5 | +5,3 mV |

gemacht hat, so ergibt sich eine viel einfachere Erklärung für die Abschwächung des GEE durch höhere KCl-Konzentrationen. Da, wie noch gezeigt werden wird, die aus der Gelatine diffundierende Ionenmenge verhältnismäßig gering ist, muß die Gegenwart der symmetrisch verteilten Ionen des KCl den an der Membran entstandenen Konzentrationssprung der Gelatinederivate abstumpfen. Dieser Effekt wird sich um so stärker auswirken, je höher die Ionenkonzentration des Mediums im Verhältnis zur Ionenabgabe der Gelatine ist.

**c) Die Elektrolytausschüttung der Gelatine.** Um eine Vorstellung vom Ausmaß der Elektrolytexosmose aus dem Gelatinebelag der Elektroden zu gewinnen, wurde die Zunahme der Leitfähigkeit von dest. Wasser in einer der verwendeten Röhren zeitlich verfolgt, die wie in den vorigen Versuchen einen 4 cm langen seitlichen Belag von 15%-Gelatine enthielt. Das Volumen der Wasserfüllung betrug 7,0 $cm^3$. Die Messung wurde in einem Widerstandsgefäß mit blanken Platinelektroden vorgenommen. Als Meßgerät diente eine Leitfähigkeitsbrücke „Type L 20" von L. Pusl (München) mit elektronischem Verstärker. Die ermittelten Werte wurden schließlich nach einer mit der gleichen Apparatur gewonnenen Eichkurve in KCl-Äquivalente umgerechnet.

Tabelle 14. *Leitfähigkeitszunahme von dest. Wasser in Gelatineelektroden. $t$ = Einwirkungsdauer der Gelatine. $T = 20^0$ C. Mittel aus je 5 Einzelversuchen*

| $t$ | 0 | 1 | 5 | 10 | 15 min |
|---|---|---|---|---|---|
| $\mu$-Siemens . . . . . | 11,8 | 87,6 | 126,0 | 157,4 | 165,6 |
| KCl-Äquivalente . . . | 5 | 35 | 54 | 68 | $72 \times 10^{-5}$ mol. |

Da bei den geoelektrischen Versuchen das frischgefüllte System vor dem Vertikalstellen etwa 5—10 min zur Einstellung des Spannungsgleichgewichts in der Horizontallage belassen wurde, kann am Ende des Versuchs mit einer Ionenanreicherung des Elektrodeninhalts um etwa $7{,}5 \times 10^{-4}$ mol. KCl-Äquivalente gerechnet werden.

Zum Vergleich seien auch noch einige Zahlen für die entsprechenden Verhältnisse in den früher benutzten $Zn/ZnSO_4$-Gelatineelektroden angegeben. Beim G-Typ faßt die Kontaktkammer der Röhre 3,5 $cm^3$. Wird sie mit $1 \times 10^{-3}$ m KCl gefüllt, so steigt die Ionenkonzentration dieser Lösung nach 15 Std auf etwa $4 \times 10^{-3}$ m KCl-Äquivalente an. Erneuert man nunmehr die KCl-Lösung, wie es vor jedem Versuch geschah, so nimmt deren Leitfähigkeit in 40 min bis auf $2{,}8 \times 10^{-3}$ m KCl-Äquivalente zu. Erheblich geringer ist der Konzentrationsanstieg in den S-Röhren, weil deren Kontaktkammern etwa die 4fache Menge Lösung fassen. Nach 15 Std war hier die Ausgangskonzentration $1 \times 10^{-3}$ mol KCl nur auf $2 \times 10^{-3}$ m KCl-Äquivalente angestiegen. Bei Neufüllung mit reiner $10^{-3}$ m KCl-Lösung erhöhte sich dann die Ionen-

konzentration innerhalb von 40 min bis auf $1{,}7 \times 10^{-3}$ m KCl-Äquivalente.

Dies ist also die Größenordnung des Konzentrationsanstiegs in den Kontaktkammern von Zink/Gelatineelektroden, mit der während einer normalen Versuchsdauer gerechnet werden muß. Sie ist hier bei gleichem Röhrenvolumen begreiflicherweise merklich höher als in den $ZnSO_4$-freien Ag/AgCl-Elektroden mit Gelatinebelag. In beiden Fällen genügt jedoch bereits die gleiche Erhöhung der eingebrachten KCl-Konzentration von $10^{-3}$ m auf $10^{-2}$ m, um den GEE praktisch aufzuheben: Die vergleichsweise geringfügige Ionenzufuhr aus der Gelatine vermag dann nicht mehr den notwendigen Konzentrationsgradienten an der Membran zu erzeugen.

**d) Einfluß der $ZnSO_4$-Füllung.** α) *Direkte elektrische Wirkung.* Zur Prüfung der Beteiligung des $ZnSO_4$ der Elektrodenkammern an der geoelektrischen Potentialbildung wurde zunächst untersucht, in welchem Sinn das Verhalten von symmetrisch mit $10^{-3}$ m KCl gefüllten $Zn/ZnSO_4$-Gelatineelektroden bei asymmetrischem Eindringen der Zinksalzlösung in die Ableitekammern verändert wird. Um extreme Bedingungen zu schaffen, wurde die eine Kammer mit reiner $10^{-3}$ m KCl-Lösung gefüllt, die andere mit einem Gemisch von $10^{-3}$ m KCl und $10^{-2}$ m $ZnSO_4$. Als Membran diente wieder das übliche Pergamentpapieraggregat.

In dieser Kette entwickelte sich in der →-Lage ein Membrandiffusionspotential von 13,0 mV (Zn-freie Kammer positiv). Beim Drehen in die ↓-Stellung (Zn-freie Kammer unten) fiel diese P.D. in 15 min auf 6,4 mV ab, in der inversen, ↑-Lage bis auf —0,7 mV (vgl. Abb. 14). Das System verhält sich demnach im Prinzip ähnlich wie eine reine KCl-Konzentrationskette.

Das geschilderte Verhalten dieser asymmetrischen Kette läßt an die Möglichkeit denken, daß auch an der im symmetrisch angesetzten System bei Vertikalstellung beobachteten Positivierung der unteren Elektrode („$GEE_2$") ein Herabsinken von $ZnSO_4$ aus der oberen Elektrodenkammer auf die Membran mitbeteiligt war. Dadurch mußte im System zunächst eine $ZnSO_4$-Konzentrationskette entstehen, deren positiver Pol an der unteren Elektrode lag. Am folgenden Abfall des anfänglichen Diffusionspotentials, der bei dieser Anordnung stets zu beobachten war, dürfte dann der nunmehr in Gang kommende ↓-GEE erster Art mitgewirkt haben.

Es ist jetzt auch verständlich, warum bei Verwendung von $Zn/ZnSO_4$-Elektroden der ↑-$GEE_1$ von KCl-Konzentrationsketten seinen höchsten Wert stets in G-Röhren erreicht hat (vgl. S. 455). Bei dieser Elektrodenform war die Sedimentierung von gelatineeigenen Elektrolyten *und* von $ZnSO_4$ auf der Membran möglich, die beide zur Entstehung eines Gegen-

potentials in der Kette geführt haben und so den Spannungsabfall der eigentlichen geoelektrischen Reaktion noch verstärken mußten.

*β) Chemische Wirkung des $ZnSO_4$.* Bei einer Nachprüfung des geoelektrischen Verhaltens von $NH_4OH$-Ketten trat eine bisher ganz übersehene Fehlerquelle zutage, die ihre Ursache in der chemischen Reaktion der eingefüllten Ammoniaklösungen mit dem durch das Gelatinediaphragma diffundierten $ZnSO_4$ hatte.

Werden gealterte $Zn/ZnSO_4$/-Gelatineelektroden längere Zeit zur Herstellung von Ammoniakketten benutzt, so entsteht im Gelatinegel ein weißer Niederschlag von $Zn(OH)_2$. In frisch angesetzten Elektroden bildet sich das Präcipitat im Innern der Gelatine in Form einer Querlamelle; in gealterten Elektroden, in denen die Gelatinefüllung bereits ganz mit $ZnSO_4$ durchtränkt war, an der Außenfläche, die an die Ableitungskammer grenzt. Nun konnten Hertz und Grahm (1958) zeigen, daß beim Auflegen schwerlöslicher Salze (z. B. $CaCO_3$) auf eine horizontalstehende, ionenselektive Membran, an die beiderseits die gleiche verdünnte Elektrolytlösung ($10^{-3}$ m KCl) grenzt, eine starke transversale Potentialdifferenz entsteht: die untere Lösung lädt sich stark elektropositiv auf.

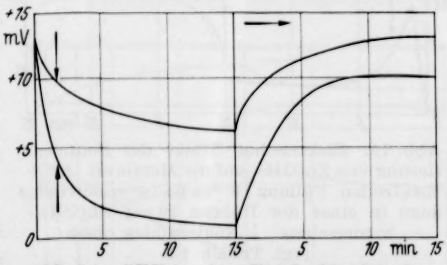


Abb. 14. GEE in einer $ZnSO_4$-Membrankonzentrationskette. Füllung: Ableitekammer 1: $10^{-2}$ m $ZnSO_4$ + $10^{-3}$ m KCl; Ableitekammer 2: reines $10^{-3}$ m KCl. ↑: $ZnSO_4$ in der unteren, ↓: in der oberen Elektrode. Potential der $ZnSO_4$-freien Ableitekammer. — $Zn/ZnSO_4$-Gelatine-Elektroden

Diese Erfahrung legte den Verdacht nahe, daß auch an der Potentialbildung in unserer Ammoniakkette ähnliche Vorgänge mitbeteiligt gewesen sein könnten. Es sei daran erinnert, daß wir seinerzeit bei Verwendung von $Zn/ZnSO_4$-Elektroden im System $10^{-2}$ m $NH_4OH$/Pergamentpapier/$10^{-3}$ m $NH_4OH$ in ↓-Stellung eine ansehnliche Positivierung der unteren Elektrode (+6 mV) beobachtet haben (Brauner 1942, S. 59/60). Da in Pergamentpapiermembranen so starke positive ↓-Reaktionen bei keinem anderen Elektrolyten aufgetreten waren, mußte jetzt geprüft werden, ob für diesen Effekt nicht etwa ein Absinken des im System entstehenden schwerlöslichen $Zn(OH)_2$ auf die Membran verantwortlich sein konnte. Zu diesem Zweck wurden, um einen etwaigen Gelatineeffekt zu vermeiden, Ag/AgCl-Elektroden verwendet. Beide Röhren wurden mit $10^{-3}$ mol. KCl gefüllt und eine von ihnen mit etwa 20 mg $Zn(OH)_2$-Niederschlag beschickt, der aus $ZnSO_4$ + $NH_4OH$ hergestellt worden war. Zwischen den Elektrodenmündungen befand sich eine Pergamentpapierdoppelmembran.

Tabelle 15. *Elektrischer Effekt der Sedimentierung von $Zn(OH)_2$ auf Pergamentpapier in $10^{-3}$ mol KCl-Lösung. Vorzeichen der niederschlagsfreien Elektrode. →-Ausgangspotential: + 19,8 mV gleich Null gesetzt. Mittel aus 5 Versuchen*

| 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 10 | 15 | 1 | 5 | 10 | 15 min |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ↓ 0,0 | + 8,3 | + 5,2 | + 3,7 | + 2,9 | + 2,4 | + 2,3 | + 2,6 | →+ 7,0 | + 9,2 | + 9,8 | + 10,0 mV |

Beim Absinken des Präcipitats auf die Membran entsteht also tatsächlich ein stoßartiger Spannungsanstieg, der nur auf die Ausbildung eines Membrandiffusionspotentials zurückgeführt werden kann. Bemerkenswerterweise klingt der Effekt bereits in der zweiten Minute wieder ab und steigt nach der Rückkehr in die horizontale Ausgangsstellung erneut an (Abbildung 15). Es ist zu vermuten, daß diese Veränderungen des zunächst erreichten Potentials ein Ausdruck des gleichzeitig induzierten GEE sind.

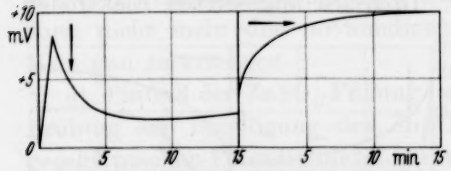


Abb. 15. Elektrischer Effekt der Sedimentierung von $Zn(OH)_2$ auf die Membran. AgCl-Elektroden. Füllung $10^{-3}$ m KCl symmetrisch, dazu in einer der Röhren 20 mg $Zn(OH)_2$-Niederschlag. ↓ Niederschlag oben (vgl. Tabelle 15)

### *7. Der GEE erster Art einer Ammoniak-Konzentrationskette in Gelatine- und $ZnSO_4$-freien Elektroden*

Da aus dem Verhalten der Ammoniakkette seinerzeit allgemeine Rückschlüsse auf den Mechanismus des geoelektrischen Effekts abgeleitet worden waren, ergab sich nach den eben geschilderten Erfahrungen die Notwendigkeit einer Wiederholung der entscheidenden Versuche unter Ausschluß von Gelatine und $ZnSO_4$ im System. Die erforderliche Unpolarisierbarkeit der Elektroden ließ sich durch Verwendung von elektrolytisch oxydiertem Silber als Ableitungsmetall erreichen.

Zur Oxydation der Feinsilberdrähte wurde das gleiche Elektrolysegefäß verwendet wie zur Chlorierung (vgl. S. 453). Als Lösung diente 1% KOH, die angelegte Spannung betrug 2 Volt. Zur Herstellung eines hinreichend dicken und gleichmäßigen $Ag_2O$-Überzugs mußte etwa 30 min lang elektrolysiert werden.

Tabelle 16. *Konzentrationskette $10^{-3}$ m/$10^{-4}$ m $NH_4OH$ ohne* (d) *bzw. mit Pergamentpapiermembran* (m). *→-P.D. „d": 21,5 mV, „m": 30,2 mV (verdünntere Seite stets positiv). Ausgangswert gleich Null gesetzt. $Ag_2O$-Elektroden. Mittel aus je 5 Einzelversuchen. $T = 20^0$ C*

| | | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 10 | 15 | → 1 | 5 | 10 | 15 min |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| d | ↓ | 0,0 | + 0,2 | + 0,4 | + 0,6 | + 0,7 | + 0,8 | + 1,3 | + 1,4 | + 0,9 | + 0,7 | + 0,6 | + 0,6 mV |
| | ↑ | 0,0 | + 0,1 | — | + 0,04 | — | − 0,04 | − 0,06 | − 0,08 | − 0,14 | 0,00 | − 0,04 | − 0,08 mV |
| m | ↓ | 0,0 | − 2,1 | − 1,6 | − 1,2 | − 1,0 | − 0,8 | − 0,5 | 0,0 | + 0,6 | + 0,3 | 0,0 | − 0,1 mV |
| | ↑ | 0,0 | + 0,7 | + 0,5 | + 0,2 | − 0,2 | − 0,5 | − 1,8 | − 2,6 | − 5,0 | − 3,8 | − 3,4 | − 3,4 mV |

Da der so erzeugte schwarz-braune $Ag_2O$-Belag sich in den bisher verwendeten verhältnismäßig hohen Ammoniakkonzentrationen allmählich wieder auflöst, konnten mit solchen Elektroden nur sehr verdünnte Ketten untersucht werden. Die verläßlichsten Ergebnisse wurden mit dem Konzentrationspaar $10^{-3}/10^{-4}$ m $NH_4OH$ gewonnen.

Das Verhalten der membranfreien Kette ist leicht zu verstehen: In der ↓-Stellung trennt sich die konzentriertere Stufe infolge ihres geringeren spezifischen Gewichts an der Kontaktzone der Mündungen von der schwereren verdünnteren Lösung und verursacht dadurch eine geringe Erhöhung des Diffusionspotentials (die Gründe für die angesichts der hohen freien Beweglichkeit der OH-Ionen unerwartete Positivierung der verdünnteren Seite sind bereits früher (Brauner 1942, S. 58/59) ausführlich diskutiert worden).

In der ↑-Stellung dagegen bleibt die Ausgangsspannung praktisch unverändert. Offenbar wird hier der Konzentrationssprung an der Kontaktzone durch das Hochsteigen der leichteren $10^{-3}$ mol-Lösung nur wenig gegenüber dem Zustand in der →-Lage verändert.

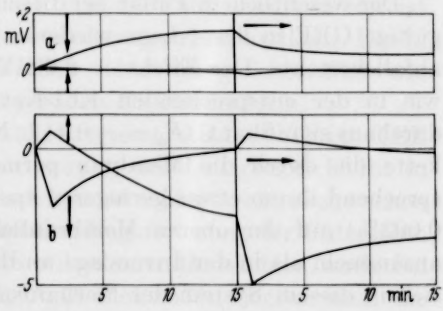


Abb. 16. GEE in einer $10^{-3}$ m/$10^{-4}$ m Ammoniakkette. $Ag_2O$-Elektroden. a ohne Membran, b mit Pergamentpapiermembran (vgl. Tabelle 16)

Wichtiger ist das Verhalten der Membrankette. Die Reaktion, die sich hier in der ↑-Stellung entwickelt, stimmt, wenigstens in ihrer Hauptrichtung, noch mit dem seinerzeit an Zn-Gelatine-Elektroden gemessenen Effekt überein. Ihr Ausmaß ist allerdings viel geringer. In der ↓-Lage dagegen entspricht auch die Richtung des Ausschlags nicht mehr dem in den früheren Versuchen: Die mit Zn-Elektroden stets beobachtete auffällige Positivierung der Unterseite bleibt bei den $Ag_2O$-Elektroden völlig aus (Abb. 16). Die Reaktion verläuft jetzt im Prinzip nicht wesentlich anders als in einer entsprechenden KCl-Kette mit Ag/AgCl-Elektroden. Daraus und aus den im vorigen Abschnitt beschriebenen Kontrollversuchen muß jetzt geschlossen werden, daß die seinerzeit als charakteristischer $NH_4OH$-Effekt gedeutete positive ↓-Reaktion in Wirklichkeit auf einer Sedimentierung „fremder" Elektrolyte [$Zn(OH)_2$ bzw. der Ionen des Gelatinediaphragmas] beruht. Die eigentliche Reaktion des $NH_4OH$ ist also nicht, wie ursprünglich angenommen werden mußte, durch eine vollkommene Immobilisierung seiner Anionen in der Membran vom Verhalten aller übrigen bisher geprüften Elektrolyte verschieden, sondern durch den sehr geringen Dissoziationsgrad der Lösung

(Dissoziationskonstante $k_{18°} = \frac{NH_4^+ \times OH^-}{NH_3} = 1{,}75 \times 10^{-5}$), der eine Überlagerung ihres eigenen Effekts durch den fremder Ionen sichtbar werden ließ. Werden solche Verunreinigungen vermieden, so zeigt sich, daß die OH-Ionen in beiden Vertikalstellungen früher absinken als die $NH_4$-Ionen. Dies muß aus der anfänglichen Positivierung der Oberseite in der ↑-Lage und aus der sehr plötzlichen Negativierung der Unterseite beim Übergang in die ↓-Stellung geschlossen werden. In beiden Fällen wird der Effekt des Absinkens der Kationen erst nach der ersten Minute sichtbar: in der ↓-Stellung als ein Wiederanstieg des Potentials, in der ↑-Stellung als Spannungsabfall.

Der wesentlichste Punkt bei diesen Versuchen ist aber, daß der endgültige GEE in der ↑-Lage wiederum in einem eindeutigen Potentialabfall besteht. Der Effekt, —2,6 mV, ist zwar nur etwa halb so groß wie in der entsprechenden KCl-Kette (—5,6 mV), er ist aber noch durchaus signifikant ($F_m = \pm 0{,}41$). Nun wird in der reinen Ammoniakkette die durch die Membran permeierte konzentriertere Stufe entsprechend ihrem etwas geringeren spezifischen Gewicht (Differenz etwa 0,002%) auf der oberen Membranfläche sich auf keinen Fall stärker ansammeln als in der Inverslage an der unteren Fläche. Demnach läßt sich in diesem System der Mechanismus der Reaktion wohl kaum auf eine Verlagerung des Konzentrationssprunges aus dem Kontrollbereich der Membran zurückführen (vgl. S. 459). Die beobachtete Potentialveränderung kann daher in beiden Vertikalstellungen nur durch eine differentielle Beeinflussung der Ionenbeweglichkeiten zustande gekommen sein.

Schließlich muß noch auf einen scheinbaren Widerspruch des Verhaltens der $NH_3$-Moleküle und der Ionen des Ammoniumhydroxyds im Schwerefeld hingewiesen werden. Die oben dargelegte Theorie des GEE in Ammoniakketten ging davon aus, daß wäßrige Lösungen von $NH_3$ spezifisch leichter sind als das reine Lösungsmittel, während für die in geringerer Menge vorhandenen $NH_4$- und OH-Ionen ein höheres Gewicht angenommen werden mußte. Dieser Gegensatz wird verständlich, wenn man berücksichtigt, daß sich zum Eigengewicht der Ionen dasjenige der an sie elektrostatisch gebundenen Wasserdipole hinzuaddiert. Dabei tritt eine engere Packung der Wassermoleküle ein als im reinen Medium: Elektrostriktion. Das Gesamtvolumen der Hydratationshülle wird kleiner und ihre Dichte entsprechend größer.

## Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

Gegen die Realität des geoelektrischen Effekts (GEE) in Membran-Elektrolytketten sind neuerdings ernsthafte Bedenken geltend gemacht worden. In der vorliegenden Arbeit wurden daher unsere bisherigen Erfahrungen kritisch nachgeprüft und erweitert.

1. Die Verwendung von $Zn/ZnSO_4$-Gelatine-Elektroden als unpolarisierbares Ableitesystem hat sich als bedenklich erwiesen. Das hier unvermeidliche Gelatinediaphragma gibt an die angrenzende Versuchslösung stets Spuren von Elektrolyten ab, die die Potentialbildung in der Meßkette beeinflussen können. In gealterten Elektroden muß auch mit einem Durchtritt von $ZnSO_4$ durch das Diaphragma gerechnet werden, das im Versuchssystem elektrische und, in manchen Fällen, auch chemische Veränderungen hervorrufen dürfte.

2. Durch Verwendung geeignet gebogener Ableiteröhren (S-Form) läßt sich das Vordringen der Diffusate aus der Gelatine bis zum Membransystem stark einschränken. Wird mit solchen „S"-Elektroden eine Membrankonzentrationskette $10^{-2}$ m/$10^{-3}$ m KCl aufgebaut, so erweist sich auch dieses System gegen Lageveränderungen empfindlich. Der in der Vertikalstellung entstehende GEE verläuft im gleichen Sinn wie bei Verwendung der ursprünglichen geraden Elektrodenform.

3. Der in symmetrischen Membranketten seinerzeit beobachtete GEE „zweiter Art", eine drastische Positivierung der Unterseite, bleibt in S-Elektroden dagegen aus. Statt dessen kommt es hier zu einer schwachen inversen Reaktion, einer vorübergehenden Negativierung der Unterseite.

4. Der GEE läßt sich in Membrankonzentrationsketten auch bei Ableitung mit unpolarisierbaren Ag/AgCl-Elektroden hervorrufen, die weder Gelatine noch andere Quellen systemfremder Elektrolyte enthalten. Sein Verlauf und Ausmaß entspricht fast genau der an $Zn/ZnSO_4$-S-Elektroden beobachteten Reaktion. In der symmetrischen Kette tritt auch hier wieder anstelle der erwarteten Positivierung eine schwache, vorübergehende Negativierung der Unterseite auf.

5. Werden die Ag/AgCl-Elektrodenröhren mit Gelatinegel ausgekleidet und symmetrisch mit $10^{-3}$ m KCl gefüllt, so tritt bei Zwischenschaltung einer Membran in Vertikalstellung der ursprünglich beobachtete GEE „zweiter Art" auf: eine starke Positivierung der Unterseite. Dieser Effekt kann nur durch das Absinken von gelatineeigenen Elektrolyten auf das Diaphragma verursacht worden sein, die hier ein Membrandiffusionspotential neu entstehen lassen.

6. In Ag/AgCl-Elektroden wurde der Einfluß des Konzentrationsgefälles auf die Ausbildung des GEE systematisch untersucht. Es ergab sich folgende Beziehung: Beim Konzentrationsverhältnis 1:1 war der Endeffekt gleich Null. Bei zunehmendem Gradienten stieg der GEE zunächst proportional mit dem log $c_1/c_2$ an. Beim Gefälle 1:25 wurde in der ↑-Stellung (Diffusion gegen die Schwerkraft) ein Maximum erreicht, in der ↓-Stellung (Diffusion in Richtung der Schwerkraft) stieg der Effekt bis zum höchsten geprüften Gradienten (1:100) an.

Daraus ist zu schließen, daß ein bleibender GEE nur beim Vorliegen eines Diffusionsdrucks im System auftreten kann.

7. Der GEE in der ↑-Stellung erscheint stets als ein fast immer einphasig verlaufender *Potentialverlust*. Auch der GEE in der ↓-Stellung besteht im wesentlichen in einem Potentialabfall. Die Reaktion entwickelt sich hier jedoch meistens in 2 Phasen: Nach Erreichung eines Spannungsminimums steigt die Potentialkurve wieder an.

8. Die Entstehung eines echten GEE ist an die Gegenwart einer ionenselektiven Membran gebunden. Potentialänderungen in vertikalgestellten membranfreien Ketten sind auf die Sedimentierung der spezifisch schwereren Chloridlösung an der unteren Ag/AgCl-Elektrode zurückzuführen (Verringerung des Elektrodenpotentials).

9. Für die Entstehung des GEE ist primär eine Ionenverschiebung im Schwerefeld verantwortlich. In der eingehend untersuchten KCl-Pergamentpapierkette sind dabei in der ↑-Stellung die Kationen, in der ↓-Stellung zunächst die Anionen stärker betroffen. Die Folge ist in beiden Fällen eine Annäherung der Ionenpartner, die als Potentialverlust des Systems in Erscheinung tritt.

10. Dieser Primäreffekt kann von 2 sekundären Faktoren überlagert werden: a) von einer Sedimentierung der durch die Membran diffundierten konzentrierteren Lösungsstufe. Dadurch wird der potentialbildende Konzentrationssprung in der ↑-Stellung abgeschwächt, in der ↓-Stellung dagegen aufrechterhalten; b) von einem allmählichen Nachrücken der Partnerionen im entstandenen elektrischen Feld, das zu einem Potentialausgleich führen muß.

11. Die vorübergehende Negativierung der unteren Elektrode in vertikal gestellten symmetrischen Membranketten wird auf ein Absinken der von der negativen Membran abgedrängten Anionen zurückgeführt, der nachfolgende Ausgleich auf das Nachfolgen freier Kationen.

12. Zur Klärung der Frage, ob der Sedimentierungsfaktor für den normalen Ablauf des GEE unerläßlich ist, wurde das Verhalten einer $NH_4OH$-Konzentrationskette mit einwandfreierer Methodik erneut überprüft. Da das spezifische Gewicht von Ammoniaklösungen mit zunehmender Konzentration abnimmt, müßte dieser Faktor sich hier im umgekehrten Sinn auswirken. Werden durch Verwendung indifferenter $Ag/Ag_2O$-Elektroden Störungen durch systemfremde Ionen vermieden, so verläuft der GEE hier im gleichen Sinn wie in einer KCl-Kette. Daraus ist zu schließen, daß der Sedimentierungsfaktor für den Ablauf des GEE nur von sekundärer Bedeutung sein kann.

13. Aus allen diesen Ergebnissen ist zu schließen: a) Die Realität des GEE in Konzentrationsketten hat sich bestätigt. b) Der GEE in symmetrischen KCl-Ketten (GEE „zweiter Art") besteht in einer schwachen, vorübergehenden Negativierung der unteren Elektrode. Der seinerzeit beobachtete inverse Effekt wurde durch eine Elektrolytausschüttung aus dem Gelatinediaphragma der früher benutzten $Zn/ZnSO_4$-Elektroden vorgetäuscht.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die Förderung dieser Untersuchungen, Frl. Dr. M. v. Dellingshausen für ihre wertvolle Mitarbeit.

## Literatur

Beersmans, J.: De Structuur van Gelatine. Ind. Chim. Belg. **20**, 381—397 (1955). — Brauner, L.: Über das geo-elektrische Phänomen. Kolloidchem. Beih. **23**, 143—152 (1926). — Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen. Jb. wiss. Bot. **66**, 381—428 (1927). — New experiments on the geo-electric effect in membranes. Rev. Fac. Sci. Istanbul B **7**, 46—102 (1942). — Brauner, L., u. H. U. Amlong: Zur Theorie des geoelektrischen Effekts. Protoplasma **20**, 279 bis 292 (1933). — des Coudres, Th.: Electromotorische Kräfte zwischen verschieden gekrümmten Quecksilberelectroden und einer Quecksilbersalzlösung. Wied. Ann. Phys. Chem., N.F. **46**, 292—296 (1892). — Unpolarisierbare electrolytische Zellen unter dem Einfluß der Centrifugalkraft. Wied. Ann. Phys. Chem., N.F. **49**, 284 bis 294 (1893). — Formel für Diffusionsvorgänge in einem Cylinder von endlicher Länge bei Einwirkung der Schwere. Wied. Ann. Phys. Chem., N.F. **55**, 213—219 (1895). — Messungen der electromotorischen Kraft Colleyscher Gravitationselemente. Wied. Ann. Phys. Chem., N.F. **57**, 232—248 (1896). — Hertz, C. H., u. L. Grahm: Ein neuer Membraneffekt und seine möglichen Anwendungen in der Biologie. Naturwiss. **45**, 624—625 (1958). — Kortüm, G.: Lehrbuch der Elektrochemie, 2. Aufl. Weinheim: Verlag Chemie 1957. — Landolt-Börnstein: Physikalisch-chemische Tabellen, 5. Aufl., Erg.-Bd. 1. Berlin: Springer 1927. — Michaelis, L., u. K. Hayashi: Untersuchungen über elektrische Erscheinungen und Ionendurchlässigkeit von Membranen. IX. Mitt. Fortgesetzte Untersuchungen über die ausgetrocknete Kolloidmembran. Biochem. Z. **173**, 411—425 (1926). — Nernst, W.: Die elektromotorische Wirksamkeit der Ionen. Z. phys. Chem. **4**, 129—181 (1889). — Theoretische Chemie, 11.—15. Aufl. Stuttgart 1926. — Seitz, K.: Untersuchungen über den geoelektrischen Effekt. Diplomarbeit, Physikal. Inst. T. H. München 1955, 27 S. — Unmack, A.: Über Potentialunterschiede in membranhaltigen Systemen. Kgl. danske Vidensk. Selsk. **15**, 1—40 (1937). — Wartenberg, H.: Über die Natur des geoelektrischen Effekts. Ber. dtsch. bot. Ges. **70**, (10)—(11) (1957).

Prof. Dr. L. Brauner,
Botanisches Institut der Universität, München 19, Menzingerstr. 67

Planta 53, 484—501 (1959)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen

# DIE CHLOROPLASTENDREHUNG BEI *MOUGEOTIA*

I. Mitteilung

## ÜBER DEN QUANTITATIVEN UND QUALITATIVEN LICHTBEDARF DER SCHWACHLICHTBEWEGUNG*

Von

WOLFGANG HAUPT

Mit 13 Textabbildungen

*(Eingegangen am 8. April 1959)*

## Einleitung

Seit der Entdeckung der lichtinduzierten Chloroplastenbewegungen vor etwa 100 Jahren sind zahlreiche morphologisch-anatomische Beobachtungen zu dieser Bewegungserscheinung zusammengetragen worden; auch mehrere erfolgreiche Ansätze physiologischer Analyse liegen vor (z. B. SENN 1908; VOERKEL 1934; verschiedene Arbeiten von ZURZYCKA und ZURZYCKI, zit. bei HAUPT 1959; MOSEBACH 1958). Doch sind die wichtigsten Fragen nach wie vor ungeklärt geblieben. Außer dem Hauptproblem der Bewegungsmechanik gehört hierzu insbesondere die Frage, ob der Chloroplast selbst das die Bewegung auslösende Licht absorbiert und sich gewissermaßen phototaktisch in der Zelle orientiert, oder ob durch unterschiedliche Strahlungsabsorption im Cytoplasma ein plasmatischer Gradient (physikalischer oder chemischer Art) entsteht, der die Neuverteilung der Chloroplasten reguliert (vgl. hierzu HAUPT 1959, S. 314). Eng damit verbunden ist die Frage nach den wirksamen Wellenlängen. Die bisher vorliegenden Angaben hierüber sind nur als vorläufig zu bezeichnen, zumal es sich meist nur um eine grobe Abgrenzung der wirksamen Bereiche handelt, während eigentliche Wirkungsspektren höchstens aus den Untersuchungen von ZURZYCKA (1951) und BABUŠKIN (1955) entnommen werden können (eine kritische Würdigung dieser Wirkungsspektren soll weiter unten erfolgen). Trotzdem geben schon diese mehr qualitativen Beobachtungen wertvolle Hinweise darauf, daß das Gesamtphänomen der Chloroplastenbewegung viel zu kompliziert ist, als daß es einfach durch die Begriffe „positive und negative Phototaxis" gekennzeichnet werden kann. Die spektrale Empfindlichkeitsverteilung für die Schwachlichtbewegung (Epistrophebewegung, positive Phototaxis) ist grundsätzlich verschieden von derjenigen für die Starklichtbewegung (Parastrophebewegung, negative Phototaxis), außerdem

* Herrn Prof. Dr. J. SCHWEMMLE zum 65. Geburtstag gewidmet.

aber scheinen grundsätzliche Unterschiede in den Wirkungsspektren zwischen verschiedenen Pflanzen zu bestehen (vgl. HAUPT 1959, S. 288 und 300). Solange die Frage der beteiligten Pigmente nicht näher aufgeklärt ist, wird damit eine Zurückführung aller lichtinduzierten Chloroplastenbewegungen auf wenige gemeinsame Grundvorgänge erheblich erschwert.

Ein geeignetes Objekt, um in diese Fragen tiefer einzudringen, scheint die Alge *Mougeotia* zu sein und zwar aus verschiedenen Gründen. Einmal läßt es der anatomische Bau der Zelle aussichtsreich erscheinen, durch Partialbelichtung von Cytoplasma bzw. Chloroplasten die Frage des Absorptionsortes direkt zu klären. Weiter reagiert der Chloroplast von *Mougeotia* bereits auf eine Belichtung, die viel kürzer dauert als die dadurch ausgelöste Chloroplastendrehung (LEWIS 1898) — im Gegensatz zu allen anderen näher untersuchten Objekten, bei denen die Bewegung nur so lange anhält, wie die Beleuchtung geboten wird. Für die mikroskopische Beobachtung des Bewegungsverlaufes ist überdies ohnehin eine Wasserpflanze von Vorteil, und in den Untersuchungen von MOSEBACH (1958) hat sich dieses Objekt hervorragend bewährt. Schließlich ist die Angabe, daß bei *Mougeotia* im Gegensatz zu den meisten anderen Pflanzen die Schwachlichtbewegung auch durch Rotlicht ausgelöst werden kann (SENN 1908), von höchstem Interesse, insbesondere im Hinblick auf die Frage einer etwaigen Beteiligung der Chlorophylle an der maßgeblichen Lichtabsorption.

Der hier vorgelegte erste Teil der Untersuchungen befaßt sich mit der Schwachlichtreaktion des *Mougeotia*-Chloroplasten (Übergang von Profil- in Flächenstellung) in Abhängigkeit von Quantität und Qualität des eingestrahlten Lichtes und soll damit eine erste Voraussetzung für die Lösung der obengenannten weiteren Probleme liefern.

## Material und Methode

Als Versuchsobjekt diente *Mougeotia* spec. aus einem Tümpel auf dem Spitzberg bei Tübingen; Kopulationen traten niemals auf, so daß eine genaue Bestimmung der Art nicht möglich war. Statt dessen soll hier angegeben werden, daß die Zellen im Durchschnitt 100—250 $\mu$ lang und ca. 22 $\mu$ breit waren. Wie aus den Angaben von ZURZYCKI (1955) sowie MOSEBACH (1958) bekannt ist und in den eigenen Versuchen bestätigt werden konnte, ist das „phototaktische" Reaktionsvermögen der *Mougeotia* stark von den Bedingungen abhängig, die vor dem Versuch herrschen. Deshalb standen die Algen vor Versuchsbeginn mindestens einige Tage unter definierten Bedingungen im Botanischen Institut (ca. 12 ml filtriertes Standortwasser in Petrischalen von 9 cm Durchmesser, 22°, täglich 14 Std Beleuchtung mit 100 Lux). Wenn das Kulturmedium alle 2—3 Tage erneuert wurde, konnten die Algen so praktisch unbegrenzt kultiviert werden. Da jedoch eine optimale Reaktionsfähigkeit offenbar von den verschiedensten Faktoren abhängt, die wir noch nicht alle in der Hand haben, wurden gewöhnlich mehrere Kulturen unter den angegebenen Bedingungen gehalten und vor Beginn größerer Versuchsreihen durch Reaktionsproben das beste Material ermittelt. Innerhalb

einer solchen Kultur war die Reaktion dann sehr konstant, sogar zwischen Versuchen von verschiedenen Tagen. Trotzdem dienten sicherheitshalber zu quantitativen Vergleichen nur die Präparate eines Versuches, wenn nicht ausdrücklich das Gegenteil vermerkt ist.

Wenn der Übergang des Chloroplasten von Profil- in Flächenstellung untersucht werden soll, muß zunächst dafür Sorge getragen werden, daß zu Beginn des Versuches einwandfreie Profilstellung vorliegt. Wegen Adaptationserscheinungen (MOSEBACH) erschien es unzulässig, diese Profilstellung durch Starklicht hervorzurufen. Statt dessen wurden die für den Versuch bestimmten Objektträgerpräparate für etwa 1 Std mit schwachem Licht seitlich beleuchtet, wie Abb. 1 schematisch zeigt; über die am Objekt selbst herrschende Beleuchtungsstärke können naturgemäß keine Angaben gemacht werden, über der Petrischale betrug die Beleuchtungsstärke ca. 1000 Lux (Lichtquelle: Osram-Leuchtstoffröhren HNT).

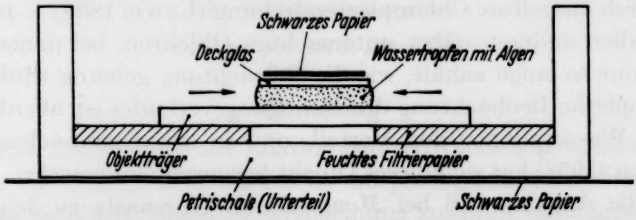


Abb. 1. Schematische Darstellung der Versuchsanordnung während des Richtens der Chloroplasten in Kantenstellung. Der Deckel der Petrischale wurde im Schema weggelassen. Die Pfeile geben die Hauptrichtung des Streulichtes an, das in den Wassertropfen eindringt. Induktionsbestrahlung und Auswertung in der gleichen Anordnung, lediglich ohne das schwarze Papier

Nach dieser Zeit erfolgte unter grünem Licht bei möglichst geschlossener Blende eine mikroskopische Kontrolle, ob die Chloroplasten zu mindestens 90% die Profilstellung eingenommen hatten, „gerichtet" waren. Hierzu war in den Strahlengang der Beleuchtungseinrichtung des Mikroskops eine Kombination der Schott-Filter BG 18, VG 9 und OG 1, je 2 mm stark, eingeschaltet, während die Dunkelkammerbeleuchtung (Glühlampe) mit zwei BG 18 + 1 GG 14 (ebenfalls je 2 mm stark) versehen war (vgl. Abb. 2). Grünlicht mußte als Dunkelkammer- und Mikroskopbeleuchtung gewählt werden, nachdem in orientierenden Versuchen ein spektrales Wirkungsminimum im Bereich zwischen 500 und 550 m$\mu$ erkannt worden war. Nach dieser Kontrolle blieben die Präparate noch für etwa 50 bis 80 min im Dunkeln, um jede Nachwirkung der zum Richten verwendeten seitlichen Beleuchtung abklingen zu lassen (s. unten).

Um ein Austrocknen der Objektträgerpräparate zu vermeiden, befanden sich diese einzeln in Petrischalen, die auf dem Boden mit feuchtem Filtrierpapier versehen waren (Abb. 1). Der Deckel der Petrischale wurde nur für die kurze Dauer der mikroskopischen Kontrolle, dann wieder für die wenigen Sekunden oder Minuten der Bestrahlung und schließlich zur Auswertung des Ergebnisses abgenommen, so daß für die ganze Dauer des Versuches eine gleichmäßige Feuchtigkeit gewährleistet war.

Die Bestrahlung der Präparate zur Induktion der Schwachlichtbewegung (Induktionsbestrahlung) erfolgte senkrecht von oben mit einer Niedervoltlampe (6 V) bei den später angegebenen Stromstärken in fast parallelem Licht bzw. mit der Quecksilberhöchstdrucklampe CS 150, deren Strahlengang durch 2 Quarzlinsen wenigstens annähernd parallel gemacht werden konnte. Die gewünschten Wellenlängen wurden durch Interferenzfilter von Schott, meist noch in Verbindung mit

zusätzlichen Glasfiltern herausgefiltert, wie weiter unten noch auszuführen ist. Für alle Versuche, in denen spektrale Reinheit und Genauigkeit der Energiemessung von erhöhter Bedeutung waren, stand darüber hinaus noch das Monochromatorsystem von MOHR und SCHOSER (1959) zur Verfügung.

Anschließend an diese Bestrahlung blieben die Präparate für 45 min im Dunkeln, bevor die Auswertung erfolgte (vgl. S. 488). Hierzu wurden an 4 *Mougeotia*-Fäden eines Präparates jeweils 25 Zellen vom Ende des Fadens beginnend abgezählt und dann rückwärts zählend der Anteil der Zellen bestimmt, in denen der Chloroplast Flächenstellung eingenommen hatte. Zwischenstellungen oder tordierte, teils Flächen-, teils Profilstellung zeigende Chloroplasten wurden anteilmäßig verrechnet. Eine Addition dieser 4 Werte ergab direkt den Prozentsatz der Flächenstellungen, im folgenden als „Flächenwert" bezeichnet (in Analogie zu MOSEBACHS

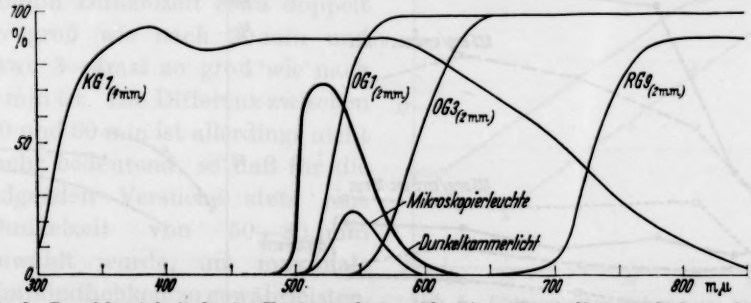


Abb. 2. Durchlässigkeit der im Text erwähnten Glasfilter [Dunkelkammerlicht = 2 BG 18 (je 2 mm) + 1 GG 14 (2 mm), Mikroskopierleuchte = BG 18 + VG 9 + OG 1 (je 2 mm)]. Abszisse: Wellenlänge; Ordinate: Durchlässigkeit in Prozent (ohne Reflexionsverluste). Nach Angaben von Schott u. Gen.

„Profilwert"). Da in jedem Versuch je drei verschiedene Präparate die gleiche Bestrahlung erhielten, lieferte der Versuch Mittelwerte von je 300 Zellen, die den im folgenden dargestellten Kurven zugrunde liegen. Da in einem Versuch 21 bis 24 Präparate angesetzt und ausgewertet werden konnten, ließen sich auf diese Weise jeweils 7—8 verschiedene Bestrahlungsbedingungen exakt miteinander vergleichen.

Trotz größter Vorsicht war jedoch damit zu rechnen, daß die Kontrolle der Präparate unmittelbar nach dem „Richten" sowie die kurze Einwirkung des grünen Dunkelkammerlichtes vor und nach der Induktionsbestrahlung nicht ganz ohne Einfluß auf die Chloroplastenstellung sein würde. In allen Fällen, in denen ein Zweifel an der Realität der beobachteten Flächenwerte möglich erschien, liefen deshalb noch Blindkontrollen mit, die ebenso wie die übrigen Präparate dem unvermeidlichen Grünlicht ausgesetzt, aber nicht der eigentlichen Induktionsbestrahlung unterworfen wurden. Meist lag der Flächenwert dieser Blindkontrolle zwischen 10 und 20%, konnte jedoch bei sehr gutem Material konstant noch niedriger liegen (vgl. Abb. 3 und 10).

Bei der Auswertung besteht immer eine gewisse Gefahr subjektiver Beeinflussung. Um diese Fehlerquelle von vornherein auszuschließen, wurden grundsätzlich die Versuche von 2 Personen durchgeführt, die unabhängig voneinander arbeiteten; während einer die Bestrahlungen durchführte, wertete der andere ohne Kenntnis der Versuchsanordnung aus. Die Übereinstimmung der drei gleich behandelten Präparate in den weitaus meisten Versuchen zeigt, daß die Auswertung auf diese Weise tatsächlich so objektiv wie möglich durchgeführt werden konnte.

Während des ganzen Versuches einschließlich der Vorbereitungen (vom Beginn des „Richtens" angefangen) befanden sich die Präparate in annähernd konstanter

Temperatur von etwa 22° C. Eine merkliche Erwärmung infolge der Induktionsbestrahlung war ausgeschlossen, da einmal in nahezu allen Fällen die Wärmestrahlung weggefiltert wurde (Ausnahmen s. S. 497), zum anderen die Bestrahlungszeit selten mehr als 1 min (maximal 4 min) betrug.

*Experimenteller Teil*

**1. Vorversuche.** Zunächst mußte der Verlauf der Reaktion nach einer Induktionsbestrahlung verfolgt werden, um einen geeigneten Zeitpunkt für die Auswertung zu finden. In Abständen

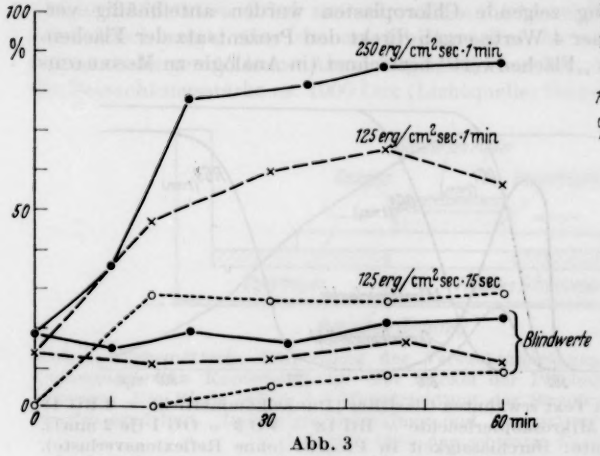


Abb. 3

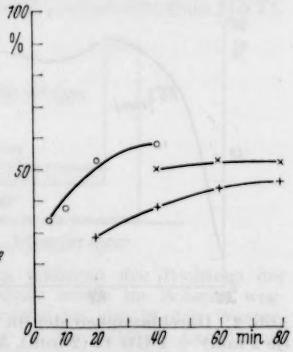


Abb. 4

Abb. 3. Statistischer Verlauf der Chloroplastendrehung im Dunkeln nach verschiedenen Bestrahlungen mit 679 mμ. Abszisse: Zeit nach der Bestrahlung. Ordinate: Flächenwert. Versuch 226 (●———●), 314 (×— — —×) bzw. 331 (○·····○); die Werte der 3 Versuche sind nicht miteinander vergleichbar (vgl. S. 486)

Abb. 4. Die Reaktion des *Mougeotia*-Chloroplasten auf eine kurze Bestrahlung in Abhängigkeit von der Dauer der Dunkelpause nach dem Richten in Kantenstellung. Abszisse: Dunkelpause; Ordinate: Flächenwert. Versuche 166, 167 und 217. Die Kurven der 3 Versuche sind untereinander nicht vergleichbar

von je 10—15 min wurden verschieden belichtete Präparate mikroskopisch auf ihre Flächenwerte kontrolliert und daraus der Reaktionsverlauf in Abb. 3 gezeichnet. Der Blindwert erhielt keine Bestrahlung, wurde jedoch ebenso wie die anderen Präparate alle 10—15 min kontrolliert. Aus diesen und ähnlichen Versuchen geht hervor, daß spätestens nach 30—40 min die Bewegung im wesentlichen abgeschlossen ist. Wegen einer rückläufigen Tendenz in der Bewegung, die nach etwa 60 min zu beginnen scheint und die noch weiter untersucht werden soll, durfte andererseits nicht beliebig lange mit der Auswertung gewartet werden; der Zeitpunkt 45 min nach der Bestrahlung schien daher am besten für die Auszählung der Flächenstellungen geeignet zu sein und wurde in allen Versuchen möglichst genau eingehalten.

Da bereits eine kurze Induktionsbestrahlung so lange nachwirkt, muß angenommen werden, daß auch die seitliche Belichtung beim „Richten" noch gewisse Nachwirkungen in der Dunkelheit zeigt. Dies müßte sich

darin äußern, daß die Präparate unmittelbar nach dem Richten noch nicht so empfindlich gegen eine Induktionsbestrahlung sind wie nach Ablauf einer gewissen Wartezeit im Dunkeln. Die folgenden Versuche bestätigen dies, in denen die Dunkelzeit zwischen Beendigung des Richtens (Dunkelstellen und mikroskopische Kontrolle) und Induktionsbestrahlung variiert wurde (Abb. 4). Übereinstimmend ergab sich ein Anstieg der Empfindlichkeit bis etwa 60 min Dunkelzeit, und ein Vergleich mit den später zu besprechenden Dosis-Effektkurven (vgl. Abb. 5) läßt die Aussage zu, daß die Empfindlichkeit nach 60 min Dunkelzeit etwa doppelt so groß wie nach 20 min und etwa 3—4mal so groß wie nach 5 min ist. Die Differenz zwischen 40 und 60 min ist allerdings nicht mehr bedeutend, so daß für die folgenden Versuche stets eine Dunkelzeit von 50—80 min gewählt wurde, um maximale Empfindlichkeit zu gewährleisten. Andererseits mußte für die mikroskopische Kontrolle der Präparate vor der Induktionsbestrahlung der Zeitpunkt minimaler Empfindlichkeit gewählt werden; diese Kontrolle erfolgte daher in den ersten 5 min nach dem Dunkelstellen.

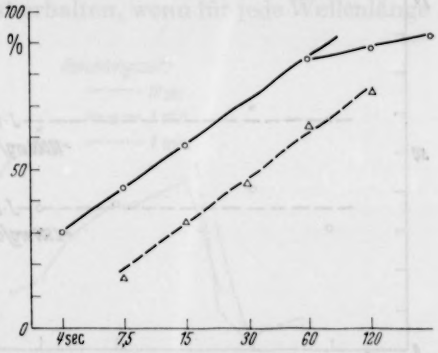


Abb. 5. Chloroplastendrehung in Abhängigkeit von der Bestrahlungszeit bei konstanter Intensität (Dosis-Effektkurven). Abszisse: Bestrahlungszeit in logarithmischer Teilung; Ordinate: Flächenwert. Bestrahlung: 679 mμ 125 erg/cm² sec. Versuche 183 und 216

**2. Die quantitative Wirkungskurve.** Voraussetzung für die weiteren Untersuchungen ist die Kenntnis der Beziehungen zwischen Bestrahlungszeit, Strahlungsintensität und Reaktionsgröße. Bei konstanter Intensität wurde die Bestrahlungsdauer variiert und die zugehörigen Reaktionsprozente (Flächenwerte) ermittelt. Abb. 5 zeigt für die Wellenlänge 679 mμ einen praktisch linearen Anstieg mit dem Logarithmus der Bestrahlungsdauer. Wird statt dessen die Bestrahlungsdauer konstant gehalten (1 min) und die Intensität variiert, so resultiert fast genau die gleiche Kurve. Damit erscheint es zulässig, in den weiteren Versuchen die Dosis-Effektkurve jeweils durch nur 2 Punkte zu charakterisieren; zugleich ist für den uns interessierenden Intensitäts- und Zeitbereich eine annähernde Gültigkeit des Reizmengengesetzes nachgewiesen, was noch einmal der in Abb. 6 dargestellte Versuch für einen Intensitätsbereich von ca. 1:30 verdeutlichen soll.

Da sich die Zeit exakter und methodisch leichter abstufen ließ als die Intensität, blieb im überwiegenden Teil der Versuche die Intensität konstant.

Die Steigung der Dosis-Effektkurve ist ein Maß für die Streuung des Materials (vgl. auch MOSEBACH). Dieser Steigungswert erwies sich im Bereich der Flächenwerte zwischen 20 und 80% in den verschiedenen Versuchen meist als ziemlich konstant, auch wenn die absolute Empfindlichkeit (aus bis jetzt noch nicht geklärten Ursachen) größeren Schwankungen unterworfen war (vgl. Abb. 5). Eine Vervierfachung der Belichtungsdauer bedingte stets ein Ansteigen der Flächenwerte um 30—50%.

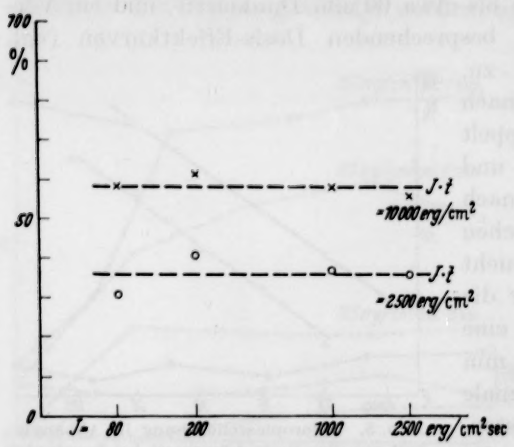


Abb. 6. Chloroplastendrehung bei konstanten Energiemengen in Abhängigkeit von der Intensität. Abszisse: Strahlungsintensität 679 mμ; Ordinate: Flächenwert. Monochromatorsystem. Versuch 320

Aus Abb. 5 geht noch hervor, daß bei genügend hoher Intensität bereits Bestrahlungen von wenigen Sekunden Dauer eine Reaktion auslösen können. Das gilt naturgemäß auch für ungefiltertes Weißlicht, und zwar tritt der Effekt auch dann ein, wenn die Pflanze wenige Sekunden mit einer Intensität bestrahlt wird, die als Dauerlicht geboten bereits gegenläufige Reaktion auslösen würde (Flächen- → Profilstellung). Daß unter diesen Umständen sogar ein einzelner Elektronenblitz in 20 cm Abstand Flächenstellung hervorrufen kann (Flächenwert 75), verwundert dann auch nicht mehr.

**3. Das Wirkungsspektrum.** Die Ermittlung des Wirkungsspektrums für die Schwachlichtbewegung erfolgte auf zweierlei Weise. Einmal wurde mit Hilfe von Interferenzfiltern energiegleiche Strahlung verschiedener Wellenlängen zwischen 400 und 754 mμ konstante Zeiten eingestrahlt und in seiner Wirksamkeit verglichen. Zahlreiche so gewonnene Wirkungsspektren stimmen in den wesentlichen Zügen überein, zeigen aber naturgemäß statistisch bedingte Abweichungen voneinander, so daß es nicht möglich ist, einen bestimmten Versuch als repräsentativ für alle zu bezeichnen. Deshalb wurde der Versuch mit besonders einheitlich reagierendem Material an einigen aufeinanderfolgenden Tagen mehrmals mit dem Monochromator von MOHR und SCHOSER wiederholt und zwar hier nicht mit auf gleiche Energie, sondern auf gleiche Anzahl Quanten eingestellten Intensitäten. Im wirksamsten Bereich genügte dabei eine Bestrahlungszeit von 10 sec, während in den weniger wirksamen Bereichen eine Ergänzung durch längere Bestrahlungszeiten vorgenommen wurde. Die aus diesen Versuchen ausnahmsweise gebildete Gesamt-Mittelwerts-

kurve zeigt Abb. 7. Auffallend ist die weitgehende Übereinstimmung mit den von MOHR (1956) einerseits, von WITHROW, KLEIN und ELSTAD andererseits gefundenen Aktionsspektren des morphogenetisch wirksamen Hellrot-Dunkelrot-Systems.

Während wir auf diese Weise bereits einen guten Einblick in den Verlauf des Wirkungsspektrums erhalten, ist doch noch kein sicherer zahlenmäßiger Vergleich über die relativen Wirksamkeiten der verschiedenen Wellenlängen möglich. Ein diesen Anforderungen genügendes exaktes Wirkungsspektrum wird erst erhalten, wenn für jede Wellenlänge

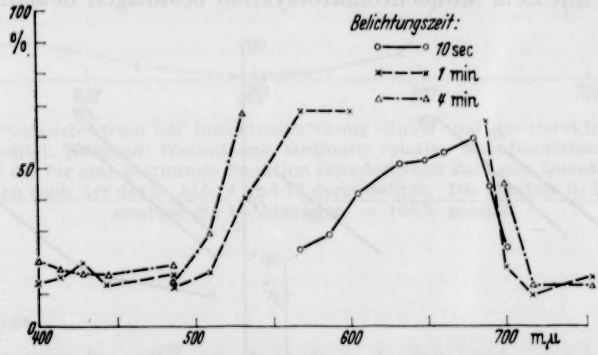


Abb. 7. Chloroplastendrehung in Abhängigkeit von der Wellenlänge (Abszisse). Ordinate: Flächenwert. Jede Kurve ist aus mehreren (im Durchschnitt 4) Versuchen gemittelt, jedem Punkt liegt die Auszählung von ca. 1200 Zellen zugrunde. Bestrahlung mit konstanter Zahl von Quanten pro Zeiteinheit (679 mμ = 1000 erg/cm² sec), Bestrahlungszeit an den Kurven angegeben. Monochromatorsystem

die Energie bzw. Zahl der Quanten ermittelt wird, die eine bestimmte Reaktionsgröße herbeiführt (vgl. z. B. das Wirkungsspektrum bei WITHROW, KLEIN und ELSTAD 1957).

Unter diesen Umständen mußte allerdings darauf verzichtet werden, eine große Zahl nahe beieinanderliegender Wellenlängen zu prüfen; es erwies sich als ausreichend, das Spektrum in Abständen von etwa 50 mμ abzutasten.

*a) Versuche mit der Niedervoltlampe.* Für den Bereich oberhalb 400 mμ diente die erwähnte Niedervoltlampe als Lichtquelle. Außer den Interferenzfiltern waren (ebenso wie bei den oben beschriebenen Versuchen) noch 2 Wärmeschutzfilter KG 1 (je 2 mm) von Schott in den Strahlengang geschaltet. Diese unterdrückten die bei Verwendung von Glühlampen sehr erhebliche langwellige Strahlung (Abb. 2), so daß die Energiemessungen durch sie nicht mehr beeinflußt werden konnten; eine physiologische Wirkung dieser langen Wellen war nach den Vorversuchen bei den kurzen Bestrahlungszeiten nicht zu erwarten.

Unter diesen Umständen durfte Energiegleichheit ohne allzu große methodische Bedenken durch Variation der Stromstärke hergestellt

werden, im allgemeinen zwischen 5,0 und 6,0 Amp. Mit dieser energiegleichen Strahlung wurden durch Variation der Bestrahlungsdauer Ausschnitte aus Dosis-Effektkurven gewonnen und je 3—4 gleichzeitig untersuchte Wellenlängen miteinander verglichen. Der abszissenparallele Abstand der Kurven voneinander für den interpolierten Flächenwert = 50% (oder einen beliebigen anderen Flächenwert im mittleren Bereich) ergibt bei *logarithmischer* Abszissenteilung direkt das Wirkungsverhältnis der verwendeten Wellenlängen. In Abb. 8 sind zwei Beispiele für die sehr gleichartigen Versuchsergebnisse abgebildet, die sich im übrigen auch noch mit dem Monochromatorsystem bestätigen ließen.

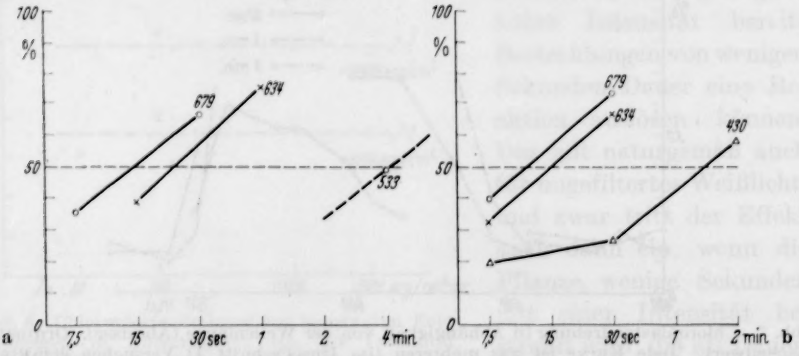


Abb. 8. Vergleichende Dosis-Effektkurven verschiedener (an den Kurven angegebener) Wellenlängen bei energetisch gleicher Intensität der Strahlung. Abszisse: Bestrahlungszeit in logarithmischer Teilung; Ordinate: Flächenwert. Der Flächenwert 50% ist als Parameter gestrichelt hervorgehoben. Niedervoltlampe. Versuche (a) 191 und (b) 194

Von den untersuchten Wellenlängen hatte 679 m$\mu$ den größten Effekt (vgl. Abb. 7); die Empfindlichkeit des Materials gegenüber dieser Wellenlänge wurde daher in jedem Versuch gleich 100 gesetzt und auf diese Größe alle anderen Wellenlängen bezogen. Deshalb lief in den weitaus meisten Versuchen eine „Hellrot-Kontrolle" (679 m$\mu$) mit. Nur in wenigen Fällen diente als Vergleich eine andere Wellenlänge, deren Wirksamkeit gegen 679 m$\mu$ genügend genau standardisiert war. Das aus der Gesamtheit der Versuche errechnete Wirkungsspektrum ist in Abb. 9 dargestellt, umgerechnet in relative Quantenwirksamkeit.

Die Ergebnisse im Bereich zwischen 400 und 500 m$\mu$ sind mit Vorbehalt zu betrachten; sie waren über eine längere Zeit hinweg recht gut reproduzierbar, später jedoch, bei exakt gleicher Versuchsanordnung, blieb blaues Licht völlig wirkungslos (vgl. z. B. Abb. 7 einerseits sowie Abb. 8b und 9 andererseits). Auch bei Verwendung der Quecksilber-Höchstdrucklampe (s. unten) zeigte sich diese Erscheinung. Es handelt sich offenbar um einen Wechsel des physiologischen Zustandes, der (wie bereits erwähnt) bis jetzt noch nicht völlig standardisiert werden kann. Ein methodischer Fehler erscheint ausgeschlossen; in den Fällen, in denen die Chloroplasten auf Blau reagierten, konnte durch zusätzliches Vorschalten eines Schott-Filters OG 1 oder 3 (vgl. die Transmissionskurven in Abb. 2) die Reaktion

völlig annulliert werden, so daß diese keinesfalls durch längerwelliges Streulicht zustande gekommen sein kann, das etwa die Interferenzfilter passiert haben könnte (vgl. z. B. Abb. 10b). Die Frage wird weiter untersucht.

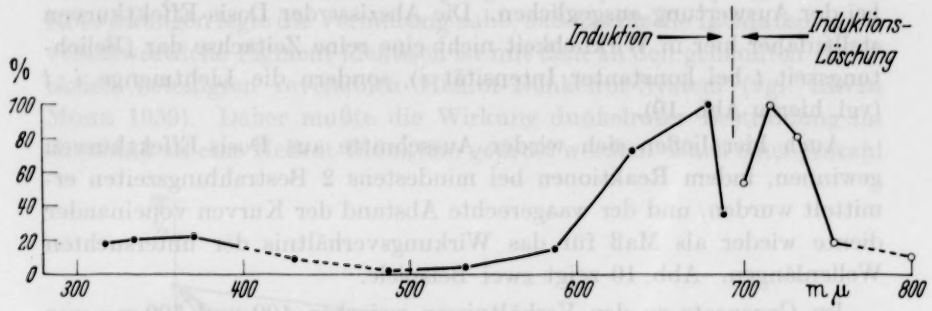


Abb. 9. Wirkungsspektrum der Induktionswirkung (links) und der induktionslöschenden Wirkung (rechts). Abszisse: Wellenlänge; Ordinate: relative Quantenwirksamkeit = reziproker Wert der für eine bestimmte Reaktion erforderlichen Zahl von Quanten. Errechnet aus Versuchen nach Art der in Abb. 8 und 10 dargestellten. Die Maxima in beiden Kurven unabhängig voneinander = 100 % gesetzt

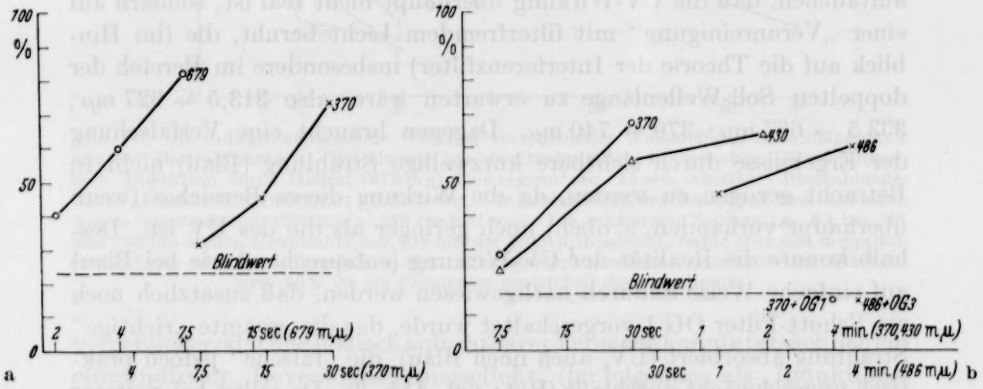


Abb. 10. Vergleichende Dosis-Effektkurven verschiedener (an den Kurven angegebener) Wellenlängen, die mit der Hg-Lampe eingestrahlt wurden. Abszisse: Bestrahlungszeiten für die einzelnen (nicht ganz energiegleichen) Wellenlängen so gegeneinander verschoben, daß gleiche Energiemengen resultieren. Ordinate: Flächenwert. In b sind auch 2 Kontrollen enthalten, in denen durch Vorschalten von Orangefiltern die Wirkung der langwelligen Reststrahlung geprüft wurde. Versuche (a) 221 und (b) 220

*b) Versuche mit der Quecksilber-Höchstdrucklampe.* Verwendet wurden Interferenzfilter zwischen 313,5 und 486 mμ sowie (wieder als Bezugsgröße) 679 mμ, alle Filter kombiniert mit 2 KG 1 von Schott (s. oben).

Da die Emission der Quecksilberlampe im Gegensatz zur Niedervoltlampe nicht stufenlos variiert werden kann und aus technischen Gründen der Abstand zwischen Bestrahlungseinrichtung und Objekt konstant bleiben mußte, konnte die Strahlungsintensität hinter den verschiedenen Interferenzfiltern nicht auf den gleichen Energiewert eingestellt werden. Durch Zwischenschalten von zusätzlichen Schott-Filtern wurde jedoch

überall die Energie in die gleiche Größenordnung gebracht und in Anbetracht der ungefähren Gültigkeit des Reizmengengesetzes die verbliebenen Ungleichheiten durch Verschieben auf der Zeitachse (Abszisse) bei der Auswertung ausgeglichen. Die Abszisse der Dosis-Effektkurven stellt daher hier in Wirklichkeit nicht eine reine Zeitachse dar (Belichtungszeit $t$ bei konstanter Intensität $i$), sondern die Lichtmenge $i \cdot t$ (vgl. hierzu Abb. 10).

Auch hier ließen sich wieder Ausschnitte aus Dosis-Effektkurven gewinnen, indem Reaktionen bei mindestens 2 Bestrahlungszeiten ermittelt wurden, und der waagerechte Abstand der Kurven voneinander diente wieder als Maß für das Wirkungsverhältnis der untersuchten Wellenlängen. Abb. 10 zeigt zwei Beispiele.

Im Gegensatz zu den Verhältnissen zwischen 400 und 500 m$\mu$ war die UV-Wirkung jederzeit gut reproduzierbar. Wie Abb. 9 erkennen läßt, bleibt jedoch die Empfindlichkeit im UV weit hinter der im Hellrot zurück. In Anbetracht dieser Tatsache mußte daher der Verdacht auftauchen, daß die UV-Wirkung überhaupt nicht real ist, sondern auf einer „Verunreinigung" mit filterfremdem Licht beruht, die (im Hinblick auf die Theorie der Interferenzfilter) insbesondere im Bereich der doppelten Soll-Wellenlänge zu erwarten wäre, also 313,5 → 627 m$\mu$; 333,5 → 667 m$\mu$; 370 → 740 m$\mu$. Dagegen braucht eine Verfälschung der Ergebnisse durch sichtbare kurzwellige Strahlung (Blau) nicht in Betracht gezogen zu werden, da die Wirkung dieses Bereiches (wenn überhaupt vorhanden, s. oben) noch geringer als die des UV ist. Deshalb konnte die Realität der UV-Wirkung (entsprechend wie bei Blau) auf einfache Weise dadurch nachgewiesen werden, daß zusätzlich noch ein Schott-Filter OG 1 vorgeschaltet wurde, das die gesamte „richtige" Strahlung absorbiert (UV, auch noch Blau), die „falsche" jedoch praktisch ungeschwächt durchläßt (Rot; vgl. Abb. 2). Da selbst bei weiterer Verlängerung der Bestrahlungszeit in diesem Falle kein vom Blindwert verschiedener Effekt mehr auftrat (vgl. Abb. 10b), kann also langwelliges Streulicht höchstens für einen minimalen Bruchteil der Wirkung verantwortlich gemacht werden, und der Bereich zwischen 300 und 400 m$\mu$ muß als wirkliches Nebenmaximum, verglichen mit 500 m$\mu$, angesprochen werden.

*c) Besonderheiten im kurzwelligen Bereich.* Ein Vergleich der Wellenlängen zwischen 500 und 700 m$\mu$ sowie $<$ 400 m$\mu$ zeigt, daß die Steigung der Dosis-Effektkurven in praktisch allen Fällen weitgehend übereinstimmt. Dagegen ist der Verlauf bei 430 und 486 m$\mu$ im Mittel aller Versuche auffallend flacher, so daß in diesem Bereich ein Vergleich mit anderen Wellenlängen recht willkürlich ist, je nach der als Parameter benutzten Reaktionsgröße. Einen vergleichbaren Fall beschreiben WITHROW et al. für die Verhältnisse beim "bean-hook". Deshalb und in Anbetracht der oben erwähnten ungeklärten Schwankungen der Blauempfindlichkeit ist das Wirkungsspektrum in Abb. 9 zwischen 400 und 500 m$\mu$ gestrichelt gezeichnet.

**4. Hellrot-Dunkelrot-Antagonismus bei der Induktion der Schwachlichtbewegung.** Die bereits erwähnte Ähnlichkeit des Wirkungsspektrums der Chloroplastendrehung mit demjenigen vieler photomorphogenetischer Rotwirkungen legte die Vermutung nahe, daß das für die Lichtabsorption verantwortliche Pigment identisch ist mit dem an den genannten Reaktionen beteiligten reversiblen Hellrot-Dunkelrot-System (vgl. hierzu MOHR 1959). Daher mußte die Wirkung dunkelroter Bestrahlung im Anschluß an eine Hellrot-Induktion geprüft werden. Nach einer Anzahl

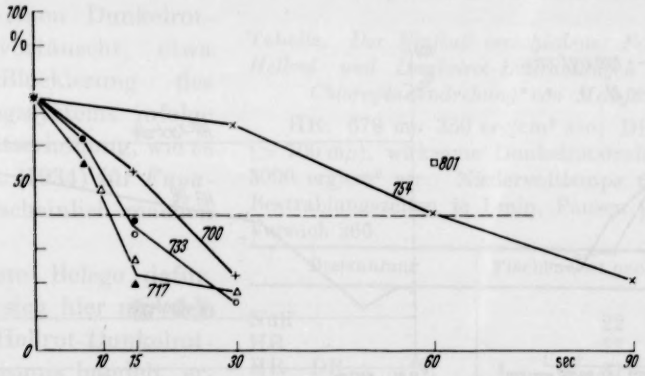


Abb. 11. Die induktionslöschende Wirkung verschiedener Wellenlängen in Abhängigkeit von der Bestrahlungszeit. Mittelwerte aus durchschnittlich 4 Versuchen (Monochromotor). Induktion durch Hellrot (679 m$\mu$) 2500 erg/cm$^2$ sec · 15 sec. Abszisse: Bestrahlungsdauer „Dunkelrot"; Ordinate: Flächenwert. Die Intensitäten der Dunkelrot-Bestrahlungen waren quantengleich (700 m$\mu$ = 970 erg/cm$^2$ sec). Die schwarzen Zeichen (▲, ●) bei 717 und 733 m$\mu$ stellen Meßpunkte dar, die mit der halben Intensität, dafür aber den doppelten der auf der Abszisse angegebenen Bestrahlungszeiten gewonnen wurden. Der Flächenwert 40% ist als Parameter gestrichelt hervorgehoben

vergeblicher oder methodisch anfechtbarer Versuche konnte tatsächlich ein einwandfreier „Reversibilisierungseffekt" (im folgenden als „Induktionslöschung" bezeichnet) durch Bestrahlung mit Wellenlängen $> 700$ m$\mu$ gefunden werden. Die für maximale Induktionslöschung erforderliche Dunkelrot-Energie (Strahlungsintensität × Bestrahlungszeit) liegt bei 717 m$\mu$ etwa in der gleichen Größenordnung wie die für nahezu maximale Induktion erforderliche Hellrot-Energie (vgl. hierzu Abb. 6 mit 12).

Die exakten Untersuchungen über den Energiebedarf und die Wellenlängenabhängigkeit dieses Dunkelrot-Effektes wurden zur Bestätigung und Erweiterung der anfänglichen Ergebnisse mit dem Monochromatorsystem von MOHR und SCHOSER durchgeführt. Auch hier erwies es sich als vorteilhaft, einige an wenigen Tagen hintereinander mit gutem Material durchgeführte Versuche zu gemeinsamen Mittelwerten zusammenzufassen, nachdem die prinzipielle Übereinstimmung der Kurven in den verschiedenen Versuchen nachgewiesen war. Abb. 11 zeigt die Ergebnisse. Es hat den Anschein, als ob die von WITHROW et al.

gefundene lineare Abhängigkeit der Reaktion von der Energiemenge im Gegensatz zur logarithmischen Abhängigkeit der Hellrotwirkung auch für unser Objekt annähernd zutrifft; doch ist diese Aussage in Anbetracht der Streuung des Materials nicht sicher.

Die Frage, ob in gewissen Grenzen auch hier das Reizmengengesetz gültig ist, sollte in einigen weiteren Versuchen geprüft werden. Ein wirklicher Vergleich ist natürlich nur im mittleren Bereich der Dosis-Effektkurven möglich, in dem geringe Unterschiede in der Einstrahlung

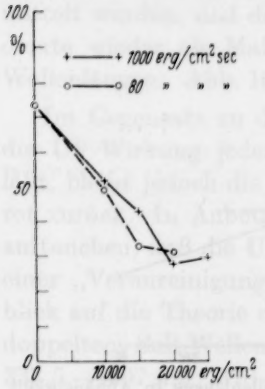


Abb. 12

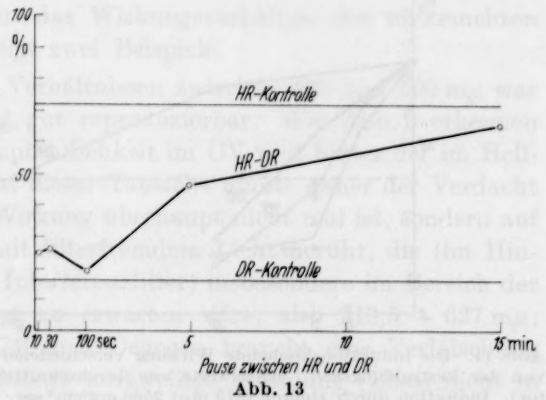


Abb. 13

Abb. 12. Die induktionslöschende Wirkung von Dunkelrot in Abhängigkeit von Intensität und Energiemenge. Abszisse: Energiemenge ($i \cdot t$); Ordinate: Flächenwert. Induktion: 679 m$\mu$ = 2500 erg/cm² sec · 15 sec, Dunkelrotbestrahlung 717 m$\mu$ = 1000 erg/cm² sec (10—25 sec) bzw. 80 erg/cm² sec (125—250 sec). Monochromatorsystem. Versuch 325

Abb. 13. Die Wirkung der Dunkelpause zwischen hellroter und dunkelroter Bestrahlung auf die induktionslöschende Wirkung des Dunkelrot. Induktion 679 m$\mu$ = 2500 erg/cm² sec · 15 sec, Dunkelrotbestrahlung 717 m$\mu$ = 950 erg/cm² sec · 30 sec. Abszisse: Dunkelpause; Ordinate: Flächenwert. Versuch 316

schon zu meßbaren Unterschieden in der Reaktion führen. Wegen des steilen Verlaufes dieser Kurven streuen jedoch gerade diese mittleren Werte sehr stark, so daß nur ungefähre Vergleiche möglich sind. Immerhin ergab eine Verringerung der Intensität auf 1:12,5 bei entsprechender Verlängerung der Bestrahlungszeit keine einseitig stärker abweichende Reaktion (vgl. Abb. 12), so daß in gewissem Ausmaße ohne große Bedenken die Intensität durch die Zeit ersetzt werden darf.

Der Verlauf der Dunkelrot-Wirkungskurven in Abb. 11 gibt zugleich einen Eindruck von der Wirksamkeit der verschiedenen Wellenlängen. Wird die für ein bestimmtes Ausmaß der Induktionslöschung (etwa bis auf den Flächenwert 40%) erforderliche Bestrahlungszeit (bei gleicher Intensität in Quanten pro Zeiteinheit) ermittelt, so liefern die reziproken Werte einen zahlenmäßigen Vergleich der Wirksamkeiten. Das so ermittelte Wirkungsspektrum ist in Abb. 9 mit dargestellt. Ob die

sehr geringe Wirkung bei 801 mμ noch als real zu betrachten ist, erscheint recht fraglich in Anbetracht einmal der Halbwertsbreite dieses Filters von 13 mμ (= Zehntelwertsbreite von 39 mμ), zum anderen des durch das KG 1 (5,5 mm) sehr stark nach der kurzwelligen Seite verschobenen Spektrums des Weißlichts im Monochromator. In Versuchen mit der Niedervoltlampe ergab das Filter 801 ohne KG 1, stattdessen kombiniert mit einem RG 9 (vgl. Abb. 2) niemals eine meßbare Dunkelrot-Reaktion (Haupt 1958). Auf jeden Fall ist mit diesem Wirkungsspektrum nachgewiesen, daß nicht etwa eine unspezifische Hemmwirkung des *Infrarot* einen Dunkelrot-Effekt vortäuscht, etwa durch Blockierung des Bewegungssystems infolge Viscositätserhöhung, wie es Voerkel (1934) für *Funaria* wahrscheinlich machen konnte.

Tabelle. *Der Einfluß verschiedener Folgen von Hellrot- und Dunkelrot-Bestrahlungen auf die Chloroplastendrehung von Mougeotia*

HR: 679 mμ 350 erg/cm² sec; DR: RG 9 (> 700 mμ), wirksame Dunkelrotstrahlung ca. 3000 erg/cm² sec. Niedervoltlampe 6,0 Amp. Bestrahlungszeiten je 1 min, Pausen je 15 sec. Versuch 266.

| Bestrahlung | Flächenwert nach 45 min |
|---|---|
| Null . . . . . | 22 |
| HR . . . . . | 77 |
| HR—DR . . . . . | 31 |
| HR—DR—HR . . . | 75 |
| HR—DR—HR—DR | 34 |

Weitere Belege dafür, daß es sich hier um den echten Hellrot-Dunkelrot-Antagonismus handelt, erbrachten Versuche, in denen auf die Dunkelrot-Bestrahlung eine erneute Hellrot-Bestrahlung erfolgte oder in denen Dunkelrot vor Hellrot geboten wurde. Stets war die letzte Bestrahlung dafür maßgebend, ob die Induktion voll oder stark reduziert zur Wirkung kam (vgl. Tabelle); die Versuchsergebnisse entsprechen alle den in der vorläufigen Mitteilung veröffentlichten Resultaten (Haupt 1958).

Hier wie auch in einigen anderen Versuchen, in denen die genaue Kenntnis der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung des Dunkelrot von untergeordneter Bedeutung war, konnte unter Verzicht auf spektrale Reinheit die Intensität erheblich erhöht (und dadurch die notwendige Bestrahlungszeit entsprechend abgekürzt) werden, indem an Stelle eines Interferenzfilters lediglich ein 2 mm starkes Schott-Filter RG 9 in den Strahlengang eingeschaltet wurde, das nur Wellenlängen > 700 mμ durchläßt (vgl. Abb. 2). Eine physikalische Energiemessung war unter diesen Umständen natürlich nicht mehr angebracht, doch ließ ein Vergleich der Dosis-Effektkurve dieser Strahlung mit derjenigen definierter Strahlung (717 mμ) einen annähernden Schluß zu auf den in der Strahlung enthaltenen physiologisch wirksamen Dunkelrotanteil; dieser Wert liegt z. B. der Angabe in der Tabelle zugrunde.

Naturgemäß muß auch die Dauer der Dunkelpause zwischen Hellrot- und Dunkelrot-Bestrahlung von ausschlaggebender Bedeutung für das Ausmaß der Dunkelrot-Wirkung sein. In Abb. 13 ist ein Versuch dargestellt, in dem diese Dunkelpause systematisch variiert wurde. Eine merkliche Abnahme der induktionslöschenden Dunkelrot-Wirkung tritt

nicht vor 1 min Dunkelpause ein, die Schwankungen zu Beginn des Kurvenverlaufes sind als zufällig zu betrachten. Soll die Dunkelpause nicht als Variante in die Hellrot-Dunkelrot-Versuche eingehen, so ist sie daher stets kleiner als 1 min zu halten. Bei allen im vorhergehenden beschriebenen Versuchen betrug die Dunkelpause 15 (ausnahmsweise 30) Sekunden.

## Diskussion

Der Schwerpunkt des Interesses, das ursprünglich allein den Grundlagen der Chloroplastenbewegung galt (vgl. S. 484f.), hat sich durch die Ergebnisse dieser Untersuchung etwas verlagert. Die Entdeckung des Hellrot-Dunkelrot-Antagonismus bei *Mougeotia* läßt es verlockend erscheinen, auch hier einen Beitrag zur Erforschung dieses so universell wichtigen Pigmentsystems zu leisten. Ein gewisser Vorteil unseres Objektes ist die kurze Versuchsdauer: Das Resultat liegt bereits knapp 1 Std nach der Bestrahlung vor. Reaktionskinetische Untersuchungen, die über die an anderen Objekten gewonnenen Erfahrungen hinausgehen sollen, erfordern jedoch einen zu jeder Zeit exakt reproduzierbaren physiologischen Ausgangszustand. Diese physiologische Standardisierung des Objektes ist damit zum vordringlichen Problem geworden, bevor Einzelheiten des Hellrot-Dunkelrot-Systems intensiver untersucht werden können.

Eine absolute Übereinstimmung des Hellrot-Wirkungsspektrums mit den anderen bekannten Wirkungsspektren dieses Pigmentsystems (vgl. S. 491) war schon in Anbetracht der relativ starken Streuung des Materials nicht zu erwarten; trotzdem ist die Übereinstimmung überraschend gut, insbesondere bezüglich der Schulter zwischen 600 und 650 m$\mu$. Auf die fehlende Übereinstimmung im Bereich zwischen 400 und 500 m$\mu$ darf noch kein großes Gewicht gelegt werden, solange die oben erwähnte Schwankung der Empfindlichkeit in diesem Bereich nicht geklärt ist. So ist auch eine Diskussion darüber verfrüht, ob im Blauen ein weiteres Absorptionsmaximum des Hellrot-Pigments liegt oder ob es sich um Absorption in einem anderen Pigment und Energieübertragung handelt. Die gleichen Möglichkeiten wären für die UV-Wirkung zu diskutieren. Grundsätzlich möglich wäre es allerdings auch noch, daß hier die Reaktion durch Absorption in einem anderen Pigment *direkt*, also unter Umgehung des Hellrot-Dunkelrot-Systems zustande käme. Dies wird nahegelegt dadurch, daß die UV-Wirkung nicht so weitgehend durch Dunkelrot gelöscht werden kann wie die Hellrot-Wirkung (HAUPT, MUGELE und MÜLLER 1959). Weitere Untersuchungen müssen hier abgewartet werden.

Das Wirkungsspektrum des induktionslöschenden Effektes stimmt ebenfalls mit den bis jetzt bekannten Dunkelrot-Aktionsspektren überein, soweit die relativen Wirksamkeiten verglichen werden; um die

*Form* des Kurvenverlaufes mit anderen Kurven zu vergleichen, ist die Zahl der untersuchten Meßpunkte nicht groß genug. Eine noch mehr ins Detail gehende Analyse dieses Wirkungsspektrums würde jedoch im Augenblick kaum etwas Neues zutage fördern.

Zur Frage der Chloroplastenbewegung liefern die Ergebnisse weitere Ansatzpunkte. Eine vergleichende Betrachtung der rotempfindlichen Schwachlichtbewegung mit der (nach SENN sowie MOSEBACH) blauempfindlichen Starklichtbewegung ist zwar erst möglich, wenn es gelungen ist, ein ebenso exaktes Wirkungsspektrum für diese aufzustellen wie für jene; immerhin erscheint es jetzt schon grundsätzlich möglich, durch geeignete Wahl der Wellenlänge sowie des physiologischen Zustandes eine Starklichtbewegung weitgehend ohne Komplikation durch die gegenläufige Tendenz einer Schwachlichtbewegung zu untersuchen.

Von großem Interesse ist ferner die Frage, ob der Hellrot-Dunkelrot-Antagonismus bei der Chloroplastenbewegung allein von *Mougeotia* eine Rolle spielt oder ob auch bei anderen Objekten eine Beteiligung dieses Pigmentsystems nachweisbar ist. Die bis jetzt vorliegenden Literaturangaben ermutigen nicht zu der letztgenannten Annahme. wie das folgende Schema zeigt:

| | *Lemna* | *Mougeotia* |
|---|---|---|
| Schwachlicht-bewegung | blau (ZURZYCKA) | (blau und) rot (HAUPT) |
| Starklicht-bewegung | blau und rot (ZURZYCKA) | blau (SENN; MOSEBACH) |

Doch ist dabei zu berücksichtigen, daß in allen früheren Untersuchungen das Hellrot-Dunkelrot-System nicht einmal als Möglichkeit bekannt war, so daß zwar häufig Infrarot, nicht aber Dunkelrot ausgeschaltet wurde und daher „Rot" fast stets eine Mischung von Hellrot und Dunkelrot gewesen sein dürfte; alle früheren Angaben sind daher erneut zu überprüfen. Dies gilt auch für die Wirkungsspektren der Chloroplastenbewegung von *Lemna*, da die spektrale Reinheit der Gelatinefilter wohl nicht im besonderen Hinblick auf die mögliche antagonistische Wirkung dunkelroter Strahlung kontrolliert wurde; im übrigen sind diese Wirkungsspektren wohl ohnehin nur als vorläufig anzusehen in Anbetracht einmal der relativ breiten Spektralbereiche, zum anderen der fehlenden Möglichkeit, die relative Wirksamkeit der Wellenlängen zahlenmäßig miteinander zu vergleichen. Das schmälert in keiner Weise das Verdienst ZURZYCKAS, erstmalig eindeutig den prinzipiellen Unterschied der Wirkungsspektren von Stark- und Schwachlichtbewegung an ein und demselben Objekt nachgewiesen zu haben. BABUŠKIN dagegen, der mit spektral zerlegter und damit wohl recht reiner Strahlung arbeitete,

beobachtete die Bewegungen nicht direkt, sondern erschloß sie nur aus Transmissionsänderungen (ein Verfahren, das nicht immer eindeutig zu sein braucht; vgl. SEYBOLD 1955) und verwendete überdies ein Objekt *(Nicotiana)*, dessen Chloroplastenbewegung bisher noch nicht näher untersucht wurde, so daß auch hier weitere Schlüsse wohl erst nach Bestätigung mit direkter Methode an anderen, besser untersuchten Objekten möglich sind.

MOSEBACH erwähnt eine kleinere *Mougeotia*-Art, die bisweilen als „Verunreinigung" in den Präparaten enthalten war und die grundsätzlich gleiche Reaktionen wie die untersuchte Art zeigte. In unseren Versuchen fand sich ebenfalls gelegentlich eine solche Form, die sich auch „vorschriftsmäßig" in Kantenstellung richtete. In der Reaktion auf kurze Induktionsbestrahlungen dagegen blieb diese stets weit hinter der „richtigen" Art zurück.

Zum Schluß soll noch die Überlegenheit der Monochromatoranlage (MOHR und SCHOSER) hervorgehoben werden. Wenn auch — mit einer Ausnahme (s. unten) — alle Versuche mit der einfachen Beleuchtungseinrichtung (Niedervoltlampe) und dem Monochromatorsystem grundsätzlich gleich ausfielen, bedingt durch die Streuung des Materials, die die physikalische Ungenauigkeit des einfachen Beleuchtungssystems übertraf, so war doch die zur Verfügung stehende erheblich höhere Intensität und die Genauigkeit der Energiemessung ein beträchtlicher Vorteil des Monochromators. Die Untersuchungen über die Gültigkeit des Reizmengengesetzes waren nur mit diesem durchführbar. Die größere spektrale Reinheit kam lediglich bei der Wellenlänge 700 m$\mu$ zur Geltung, wo die Hellrot-Wirkungskurve so steil abfällt, daß bereits geringfügige Verschiebungen im Spektrum zu erheblichen Unterschieden in der Reaktion führen müssen. Demgemäß wurde hier in der einfachen Beleuchtungsanlage eine zu große Wirkung vorgetäuscht. Ein besonderer methodischer Fortschritt dürfte zu erwarten sein, wenn durch entsprechenden Umbau auch der UV-Bereich im Monochromator zugänglich wird.

**Summary**

The positive phototactic movement of the *Mougeotia* chloroplast after short irradiations has been investigated. A method for quantitative routine work has been worked out. The best time for measuring the response proved to be about 45 min after the beginning of the irradiation.

The percentage of reacting chloroplasts increases linearly with the logarithm of the applied energy, the reciprocity law ($i \cdot t$) being valid within certain limits.

With high light intensity, response is found after a few seconds of irradiation or even after an irradiation with a single electronic flash (1/1000 sec). But the absolute sensitivity of the plant varies very much and depends on different factors yet unknown.

The action spectrum has a strong maximum between 600 and 700 mμ and a weaker maximum below 400 mμ. In the red region it resembles very much some of the action spectra of the well known red far-red reaction system. In the blue region of the spectrum some still unexplained difficulties interfere with chloroplast movements following irradiation; so in this part of the spectrum results may vary from one to the other experiment.

The induction of the movement by red light can be reversed by irradiation with far-red. Here the same principles are valid as in other red far-red responses. The effect seems to be a linear function of the incident energy.

The action spectrum of the far-red effect also resembles other ones known from the literature.

For full reversibility the period between red and far-red irradiation must be smaller than 1 minute.

Herr Dieter Müller unterstützte mich bei der Ausarbeitung der Methodik. Er hatte ferner die Kultur der Algen übernommen und sorgte stets für ausreichende Mengen reaktionsfähigen Materials. Bei der Auswertung der Versuche waren mir die Herren Wolfgang Albrecht, Günther Köhler, Fritz Mugele und Dieter Müller eine zuverlässige und unentbehrliche Hilfe. Ihnen allen gilt meine dankbare Anerkennung. Für großzügige finanzielle Unterstützung danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

## Literatur

Babuškin, L. N.: Das Aktionsspektrum der Chloroplasten-Phototaxis. Dokl. Akad. Nauk SSSR. **103**, 333—335 (1955) [Russisch]. — Haupt, W.: Hellrot-Dunkelrot-Antagonismus bei der Auslösung der Chloroplastenbewegung. Naturwiss. **45**, 273—274 (1958). — Chloroplastenbewegung. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 17/1, S. 278—317. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1959. — Haupt, W., F. Mugele u. D. Müller: Auslösung der Chloroplastendrehung bei *Mougeotia* durch UV-Strahlung. Naturwiss. **46**, 409 (1959). — Lewis, I. J.: The action of light on *Mesocarpus*. Ann. Botany **12**, 418—421 (1898). — Mohr, H.: Die Beeinflussung der Keimung von Farnsporen durch Licht und andere Faktoren. Planta (Berl.) **46**, 534—551 (1956). — Photomorphogenetische Reaktionssysteme in Pflanzen, Teil 1. Ergebn. Biol. **22**, 67—107 (1959). — Mohr, H., u. G. Schoser: Eine Interferenzfilter-Monochromatoranlage für photobiologische Zwecke. Planta (Berl.) **53**, 1—17 (1959). — Mosebach, G.: Zur Phototaxis von *Mougeotia (Mesocarpus)*. Planta (Berl.) **52**, 3—46 (1958). — Senn, G.: Die Gestalts- und Lageveränderungen der Pflanzen-Chromatophoren. Leipzig: Wilhelm Engelmann 1908. — Seybold, A.: Beiträge zur Optik der Laubblätter. Beitr. Biol. Pflanz. **31**, 499—513 (1955). — Voerkel, S. H.: Untersuchung über die Phototaxis der Chloroplasten. Planta (Berl.) **21**, 156—205 (1934). — Withrow, R. B., W. H. Klein and V. Elstad: Action spectra of photomorphogenic induction and its photoinactivation. Plant Physiol. **32**, 453—462 (1957). — Zurzycka, A.: The influence of the wavelength of light on the movements of chloroplasts in *Lemna trisulca* L. Acta Soc. bot. polon. **21**, 17—37 (1951). — Zurzycki, J.: Chloroplasts arrangement as a factor in photosynthesis. Acta Soc. bot. polon. **24**, 27—63 (1955).

Dozent Dr. W. Haupt,
Tübingen, Botanisches Institut der Universität, Wilhelmstr. 5

Planta 53, 502—521 (1959)

Aus dem Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Abt. HÄMMERLING, Wilhelmshaven

# ÜBER POLARE PLASMAUNTERSCHIEDE BEI *ACETABULARIA*

Von

GÜNTHER WERZ*

Mit 12 Textabbildungen

*(Eingegangen am 25. März 1959)*

## Einleitung

Eine polare Verschiedenheit des Protoplasten kann sich in Form von Konzentrationsgefällen verschiedener Substanzen oder durch unterschiedliche Stoffwechselintensitäten oder -qualitäten äußern. Solche polaren Unterschiede sind durch biologische und biochemische Untersuchungen bei den *Acetabularia*-Zellen in besonders deutlicher Weise nachgewiesen worden. Es sei hier nur auf das von apikal nach basal abnehmende Formbildungsvermögen (HÄMMERLING 1934a, b, c, 1936), das in entsprechender Weise abnehmende Konzentrationsgefälle „morphogenetischer Substanzen" (HÄMMERLING 1934a, b, c, 1936, 1953, 1957; HÄMMERLING u. Mitarb. 1958, J. u. CH. HÄMMERLING 1959b), das unterschiedliche Verhalten der apikalen und der basalen Stielregionen bei der Synthese von Protein (CLAUSS 1958; WERZ und HÄMMERLING 1959), Kohlenhydraten (CLAUSS und KECK 1959) und Zellmembran (WERZ 1957) sowie auf die Unterschiede in der Aufnahme und dem Einbau von $^{32}PO_4'''$ (HÄMMERLING und STICH 1953; WERZ, unveröff.) und $^{35}SO_4''$ (WERZ, unveröff.) hingewiesen.

Diese Befunde zeigen auf Grund der ungleichen Verteilung der verschiedenen Substanzen und Stoffwechselprozesse, daß der Protoplast der Acetabularienzelle polare Verschiedenheiten aufweist. Versuche, polare Verschiedenheiten des Plasmas darzustellen, sind noch nicht erfolgt. Im folgenden sei daher über Versuche berichtet, die extreme Verschiedenheiten des Plasmas der Wuchszonen von dem der übrigen Zellregionen sichtbar erkennen ließen.

## Material und Methoden

Für die Untersuchungen verwendeten wir *Acetabularia mediterranea*. Die Versuchsteile (auf 10 mm Stiel und Rhizoid amputierte, 30—40 mm lange Ausgangspflanzen mit Hut bzw. je 10 mm lange Teile der apikalen und der basalen Stielregion von 30—40 mm langen Ausgangspflanzen ohne Hut) wurden in der von HÄMMERLING (1944) und BETH (1953) angegebenen Weise in Erd-Schreiber-Lösung bei $\sim 21^0$ C und 12stündiger täglicher Beleuchtung mit $\sim$ 2500 Lux gehalten oder für die Dunkelversuche sofort nach Amputation ins Dunkle gestellt.

Die cytologischen Untersuchungen erfolgten an carnoy-fixierten Teilen (Alkohol/Chloroform/Eisessig = 6/3/1). Diese wurden zur Darstellung des polar ver-

* Mit sachlicher Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

schiedenen Plasmas mit einer 0,001 m-Lösung von Azocarmin-B (Bayer) in n/100 HCl genau 90 sec gefärbt und nach Differenzierung in n/100 HCl (60 sec) mikroskopisch untersucht.

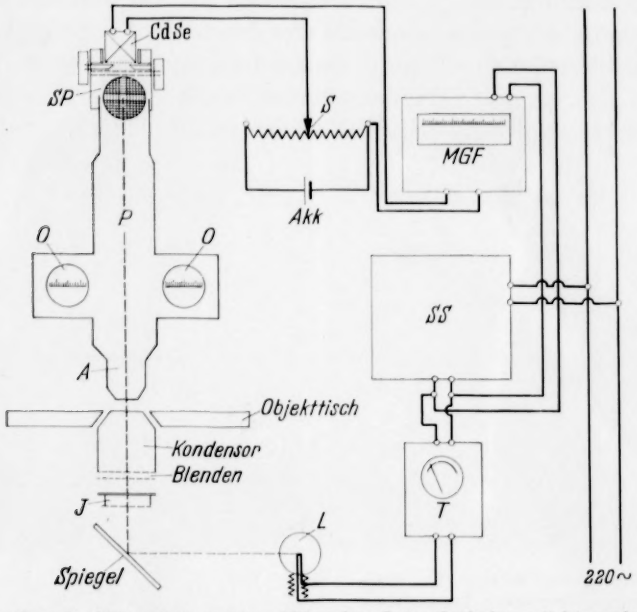


Abb. 1. Aufbau des Mikrophotometers. Mikroskop Leitz-Ortholux mit binocularem Phototubus (*P*). Ocularmikrometer (*O*). Apochromatische Objektive (*A*). Spaltocular (Dr. B. Lange, Berlin) mit Doppelspalt und *CdSe*-Photowiderstand (*Sp*). 2-Volt-Akkumulator (*Akk*). Lichtquelle Osram 10—8100,30 W (*L*). Transformator (*T*). Philips-Spannungsstabilisator PE 4222/0 (*SS*). Multiflex-Galvanometer (Dr. B. Lange, Berlin) MGF 5, Eingangswiderstand 20130 $\Omega$; Eingangsempfindlichkeit $5{,}95 \times 10^{-11}$ A/mm (*MGF*). Schiebewiderstand 1,3 A; 25,5 $\Omega$ (*S*). Interferenzfilter (*J*)

Die Färbungen wurden a) visuell oder b) durch Messungen im Mikrophotometer beurteilt.

*ad a):* Als „+" wurde eine deutlich positive Färbung des Protoplasten bezeichnet, als „±" eine unselektive, diffuse Färbung und als „—" ein negativer Ausfall der Färbung.

*ad b):* Die relativen Messungen im Mikrophotometer (technischer Aufbau s. Abb. 1) wurden auf die Lichtabsorption bei 546 m$\mu$/Volumen des gemessenen Zellabschnittes bezogen. Die Messungen erfolgten beginnend an der Stielspitze in Abständen von 25 $\mu$ entlang der Zelle (wobei durch den 2. Spalt im Spaltocular (SP) die Wirtelhaare ausgeblendet wurden, so daß die Messungen nur an Stielteilen erfolgten). Die Volumina wurden für die Spitzenregion der Zelle als Rotationsparaboloid, für die anschließenden Zellregionen als Kegelstumpf errechnet (Abb. 2).

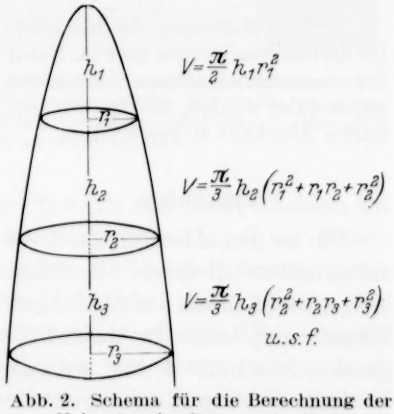


Abb. 2. Schema für die Berechnung der Volumina der Regeneratspitzen

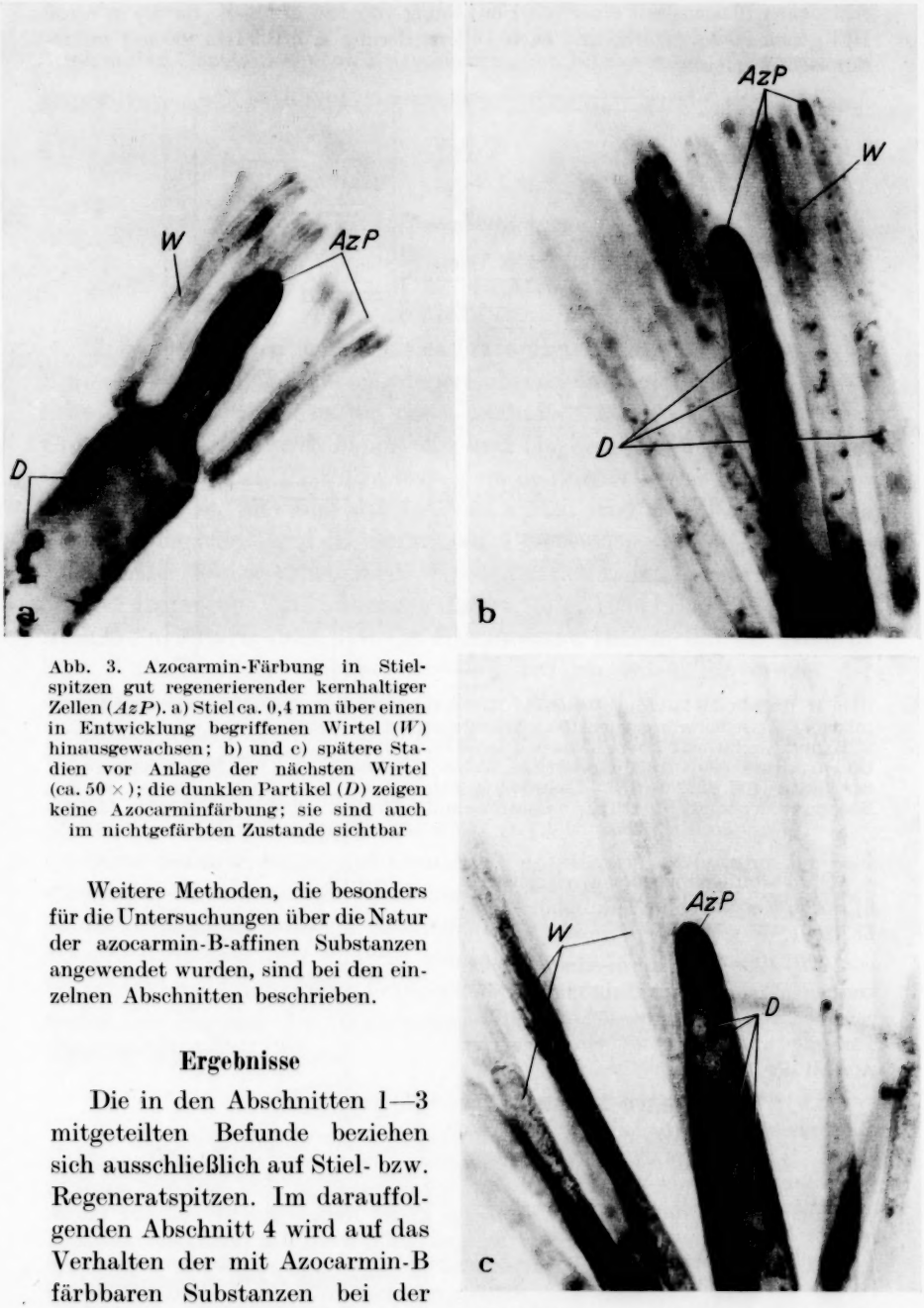


Abb. 3. Azocarmin-Färbung in Stielspitzen gut regenerierender kernhaltiger Zellen (*AzP*). a) Stiel ca. 0,4 mm über einen in Entwicklung begriffenen Wirtel (*W*) hinausgewachsen; b) und c) spätere Stadien vor Anlage der nächsten Wirtel (ca. 50 ×); die dunklen Partikel (*D*) zeigen keine Azocarminfärbung; sie sind auch im nichtgefärbten Zustande sichtbar

Weitere Methoden, die besonders für die Untersuchungen über die Natur der azocarmin-B-affinen Substanzen angewendet wurden, sind bei den einzelnen Abschnitten beschrieben.

## Ergebnisse

Die in den Abschnitten 1—3 mitgeteilten Befunde beziehen sich ausschließlich auf Stiel- bzw. Regeneratspitzen. Im darauffolgenden Abschnitt 4 wird auf das Verhalten der mit Azocarmin-B färbbaren Substanzen bei der Wirtel- und der Hutbildung eingegangen. Diese Zellorganellen verhalten sich färberisch analog den Stiel- bzw. Regeneratspitzen. Es war jedoch nicht möglich, mikrophotometrische Messungen durchzuführen.

### *1. Verteilung der mit Azocarmin-B färbbaren Substanzen*

Untersucht man die äußerste Stielspitze der Acetabularienzelle im lebenden Zustand, so kann beobachtet werden, daß sich diese Zellregion von den folgenden Zonen durch sehr kleine und wenige Chloroplasten und Chloroplastenvorstufen, sowie durch ein ±netzförmig angeordnetes, „dichteres" Plasma unterscheidet. Anhaltspunkte für Unterschiede in der Zusammensetzung des Protoplasmas der Zelle sind indessen nicht feststellbar.

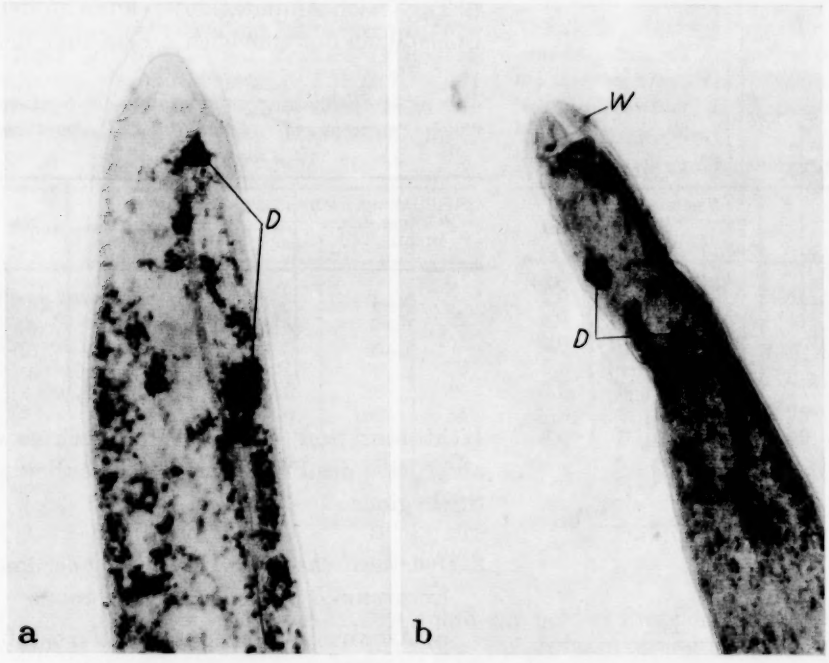


Abb. 4a u. b. Negativer Ausfall der Azocarmin-Färbung bei nicht mehr regenerierenden kernhaltigen Teilen; in Abb. 4b ist ein nicht weiter auswachsender Wirtel (*W*) erkennbar. Die dunkel erscheinenden Partikel (*D*) sind nicht mit Azocarmin angefärbt. Sie sind auch im nichtgefärbten Zustande sichtbar (ca. 60 ×)

Untersuchungen an fixierten ganzen Pflanzen und ihren wachsenden kernhaltigen Teilen ergaben jedoch, daß mit Azocarmin-B im Protoplasma elektiv Substanzen angefärbt werden, die in der äußersten Stielspitze (bis ca. 0,1 mm von der Stielspitze) lokalisiert sind (Abb. 3). Sie können nur bei wachsenden Pflanzen nachgewiesen werden. Bei schlecht oder nicht wachsenden Zellen oder Zellteilen, bei denen *in vivo* auch keine Chloroplastenunterschiede beobachtet werden, sind die azocarmin-B-affinen Substanzen nicht darstellbar (Abb. 4).

In Tabelle 1 wurde die Färbbarkeit der Spitzenregion mit der Stärke der Stielbildung der Zellen verglichen. Hieraus ergibt sich eine Zunahme der Intensität der Färbung mit der Wuchsleistung der Pflanzen.

Mikrophotometrische Messungen führten zu dem gleichen Ergebnis (Abb. 5). Sie zeigen bei den gut regenerierenden Pflanzen (10 Tage Licht nach Amputation) eine starke Lichtabsorption/Volumeneinheit in der Spitzenregion, die basalwärts stark abnimmt. Bei den 5 Tage regenerierenden Teilen ist das gleiche der Fall, nur daß die Absorption der Stielspitzen wesentlich geringer war. Nicht gewachsene Teile (2 Tage nach Amputation) zeigten an den Stielspitzen nur eine leichte Erhöhung der Lichtabsorption gegenüber der Grundabsorption des Protoplasten der basaleren Stielregionen.

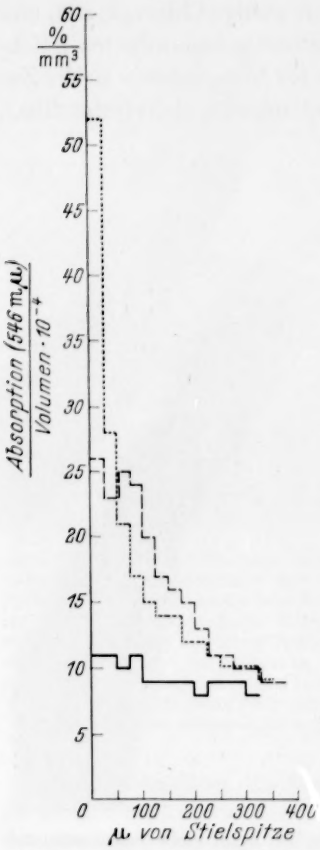


Abb. 5. Mikrophotometrische Messungen über die Zunahme der Färbbarkeit der Spitzenregion mit Azocarmin-B bei kernhaltigen Regeneraten im Licht. (—— 2. Tag nach Amputation; Regenerationsleistung i. M. 0,4 mm/Teil; *N* 8 Messungen. — — — 5 Tage Licht; Regenerationsleistung i. M. 1,9 mm/Teil; *N* 7 Messungen. ---- 10 Tage Licht; Regenerationsleistung i. M. 3,9 mm/Teil; *N* 10 Messungen)

Tabelle 1. *Stielbildung und Färbung der Spitzenregion regenerierender kernhaltiger Hinterstücke mit Azocarmin-B*

| Stielbildung nach 10 Tagen Licht in mm/Teil | Färbung % | | | N |
|---|---|---|---|---|
| | + | ± | — | |
| 0—1 | 12 | 16 | 72 | 165 |
| 1—3 | 62 | 32 | 6 | 83 |
| 3—5 | 89 | 10 | 1 | 132 |
| 5—7 | 93 | 7 | 0 | 48 |

### *2. Cytochemische Charakterisierung der mit Azocarmin-B darstellbaren Substanzen*

a) Azocarmin-B ist ein saurer Farbstoff (HARMS 1957), der vornehmlich als Plasmafarbstoff verwendet werden kann, da in saurer Lösung die $NH_3^+$-Gruppen der Proteine mit „sauren" Farbstoffen leicht dargestellt werden können (z. B. LOEB 1924; DICKINSON 1949; LISON 1953). Azocarmin-B kann auch als Kernfarbstoff verwendet werden, und zwar gerade bei unserem Objekt (SCHULZE 1939). Hier jedoch färbt es nicht wie die üblichen basischen Kernfarbstoffe die Nucleinsäuren, sondern als saurer Farbstoff „basische" Proteine des Zellkernes (HARMS 1957).

Die Färbbarkeit von Zellprotein durch Azocarmin-B legte die Annahme nahe, daß es sich auch bei den in der Stielspitze der Acetabularienzelle mit Azocarmin-B darstellbaren Substanzen um Eiweiß handelt.

Um diese Annahme zu prüfen, wurden die fixierten Teile mit Trypsin oder mit Pepsin behandelt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 2 zusammengefaßt. Es ergibt sich, daß unter der Wirkung der proteolytischen Enzyme die Färbbarkeit der Spitzenregion abnimmt. Bei den trypsinbehandelten Teilen findet sogar eine wesentlich raschere Abnahme/Zeiteinheit statt als bei den pepsinbehandelten.

Diese Befunde zeigen, daß die mit Azocarmin-B darstellbaren, polar verteilten Substanzen mit großer Wahrscheinlichkeit Proteine sind. Auf

Tabelle 2. *Behandlung gut regenerierender kernhaltiger Hinterstücke mit Trypsin (Phosphatpuffer $p_H$ 8) oder Pepsin (n/100 HCl, $p_H$ 2) bei 37° C und anschließende Färbbarkeit der Regeneratspitzen mit Azocarmin-B.*

(Stielbildung 10—15 mm/Teil)

| Behandlung mit | Färbung % | | | N |
|---|---|---|---|---|
| | + | ± | — | |
| Phosphatpuffer | | | | |
| $p_H$ 8, 4 Std . | 88 | 11 | 1 | 36 |
| Trypsin | | | | |
| 1 Std . . . | 10 | 21 | 69 | 82 |
| 2 Std . . . | 1 | 9 | 90 | 48 |
| 4 Std . . . | 0 | 0 | 100 | 54 |
| n/100 HCl | | | | |
| $p_H$ 2, 4 Std . | 86 | 14 | 0 | 48 |
| Pepsin | | | | |
| 1 Std . . . | 43 | 48 | 9 | 132 |
| 2 Std . . . | 27 | 42 | 31 | 40 |
| 4 Std . . . | 11 | 36 | 53 | 44 |

Tabelle 3. *Färbung der Regeneratspitzen mit Azocarmin-B bei kernhaltigen Hinterstücken bei verschiedener $H^+$-Konzentration.*

(Teile 10—15 mm regeneriert)

| $p_H$ | Färbung % | | | N |
|---|---|---|---|---|
| | + | ± | — | |
| 2,0 | 94 | 6 | 0 | 65 |
| 3,0 | 54 | 27 | 19 | 47 |
| 4,0 | 19 | 55 | 26 | 40 |
| 5,0 | 11 | 43 | 46 | 33 |
| 6.0 | 6 | 27 | 67 | 71 |
| 7,0 | 0 | 26 | 74 | 78 |
| 8,0 | 0 | 11 | 89 | 79 |

Grund der verschiedenen Angriffspunkte der beiden Proteasen am Proteinmolekül (z. B. Mazia et al. 1947, Kaufmann et al. 1950) können wir schließen, daß die mit Azocarmin dargestellten Proteine einen stärker „basischen Charakter" besitzen als die Proteine der anschließenden basaleren Zellregionen.

Auch aus den bei verschiedener $H^+$-Konzentration durchgeführten Färbeversuchen (Tabelle 3) kann geschlossen werden, daß die Proteine der Spitzenregion der Stiele einen stärker „basischen" Charakter gegenüber den Proteinen der Basalregionen besitzen. Genauere Angaben über den IEP der mit Azocarmin-B darstellbaren Proteine sind jedoch nicht möglich. Bei $p_H$ 2 war die Färbung optimal selektiv. Bei höheren $p_H$-Werten wurde die Färbung unselektiver und fiel bei $p_H > 6$ praktisch negativ aus (vermutliche Lage des IEP).

b) Die Abnahme der Färbbarkeit mit Azocarmin nach Behandlung mit den proteolytischen Enzymen läßt die Möglichkeit offen, daß die Färbung durch Substanzen von Nicht-Protein-Natur bedingt ist, die aber mit Protein

vergesellschaftet sind. Es ist also durchaus möglich, daß diese Substanzen mit der Lyse des Proteinanteiles freigesetzt und extrahierbar werden. Um diese Möglichkeit zu prüfen, wurden die folgenden Kontrollen durchgeführt.

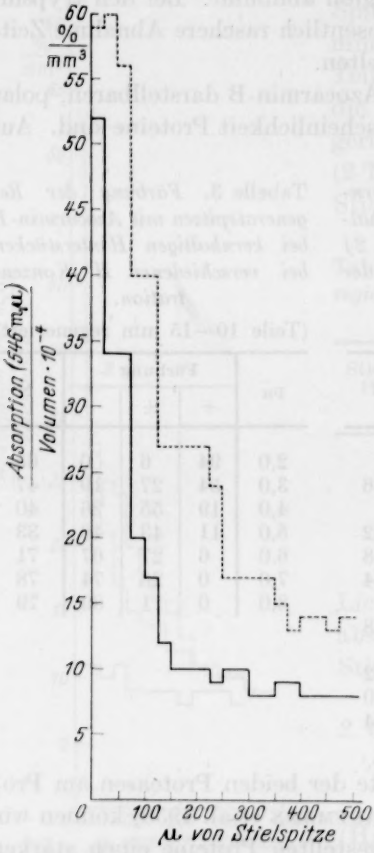


Abb. 6. Mikrophotometrische Messungen über die Beeinflussung der Färbung mit Azocarmin-B bei 12stündiger Behandlung der Zellen mit 10%iger Harnstoff-Lösung. (Versuchsteile 20—25 mm Stiel. Die Messungen erfolgten an den gleichen Versuchsteilen; *N* jeweils 10 Messungen; ——— nicht behandelte Kontrollen; ·------· mit Harnstoff behandelt

Tabelle 4. *Färbung der Regeneratspitzen von kernhaltigen Hinterstücken nach Behandlung mit 2,4-Dinitrofluorbenzol, Benzoylchlorid, van Slyke'schem Nitritreagens, Monojodessigsäure und Sublimat bei 22° C.*

(Teile etwa 10—15 mm regeneriert)

| Behandlung mit | Färbung % | | | N |
|---|---|---|---|---|
| | + | ± | — | |
| 2,4-DNFB, 3 Std . . | 2 | 17 | 81 | 36 |
| Kontrollen . . . . . | 92 | 8 | 0 | 43 |
| Benzoylchlorid, 24 Std | 0 | 2 | 98 | 56 |
| Kontrollen . . . . . | 89 | 9 | 2 | 37 |
| Nitritreagens, 24 Std | 23 | 29 | 48 | 63 |
| Kontrollen . . . . . | 96 | 3 | 1 | 37 |
| Monojodacetat, 12 Std | 93 | 6 | 1 | 37 |
| Kontrollen . . . . . | 87 | 11 | 2 | 26 |
| Sublimat, 12 Std . . . | 90 | 10 | 0 | 41 |
| Kontrollen . . . . . | 94 | 5 | 1 | 58 |

Tabelle 5. *Färbung der Regeneratspitzen kernhaltiger Hinterstücke mit Azocarmin-B nach Extraktion von Nucleinsäuren.*

(Teile 10—15 mm regeneriert)

| Behandlung mit | Färbung % | | | N |
|---|---|---|---|---|
| | + | ± | — | |
| Ribonuclease, | | | | |
| 12 Std, 37° C . . . | 86 | 11 | 3 | 36 |
| Kontrollen . . . . . | 89 | 9 | 2 | 27 |
| n-HCl, 5 min, 60° C. . | 92 | 8 | 0 | 27 |
| Kontrollen . . . . . | 90 | 7 | 3 | 29 |
| NaCl | | | | |
| 1 m, 12 Std, 22° C . | 93 | 7 | 0 | 76 |
| 0,5 m, 12 Std, 22° C | 95 | 5 | 0 | 83 |
| 0,1 m, 12 Std, 22° C | 93 | 4 | 3 | 58 |
| 0,05 m, 12 Std, 22° C | 90 | 5 | 5 | 62 |
| Kontrollen . . . . . | 92 | 6 | 2 | 51 |

α) Durch Blockierung von $NH_2$- und Sulfhydrylgruppen mit 2,4-Dinitrofluorbenzol (2,4-DNFB; 2 Vol. 10%ige Lösung in Äthanol + 1 Vol. 10%ige $NaHCO_3$-Lösung in Wasser; 3 Std bei 22° C) oder mit Benzoylchlorid (10%ige Lösung in wasserfreiem Pyridin; 24 Std bei 22° C) erfolgte keine Anfärbung der Spitzenregion mehr. Unselektiver wurde die Färbung nach Desaminierung durch van Slyke'sches Nitritreagens

(24 Std bei 22° C). Dagegen blieb die Färbbarkeit der Spitzenproteine nach Blockierung von Sulfhydrylgruppen durch Monojodessigsäure (0,1%ige Lösung in Phosphatpuffer $p_H$ 8,0, 12 Std bei 22° C) und Sublimat (0,1%ige Lösung in Wasser, 12 Std bei 22° C) unverändert (Tabelle 4). Diese Befunde zeigen, daß die Färbbarkeit des Plasmas der Spitzenregion der Acetabularienzelle hauptsächlich auf dem Vorhandensein freier Aminogruppen beruht.

Tabelle 6. *Färbung der Regeneratspitzen kernhaltiger Hinterstücke (10—15 mm regeneriert) nach enzymatischer Extraktion auf Polysaccharide, Mucopolysaccharide und Glykoproteide.* (Extraktion jeweils 24 Std bei 37° C in Phosphatpuffer $p_H$ 6,0 und in Acetatpuffer $p_H$ 5,0)

| Behandlung mit | Färbung % | | | N |
|---|---|---|---|---|
| | + | ± | — | |
| Kontrollen $p_H$ 6,0 . . | 83 | 14 | 3 | 27 |
| Diastase $p_H$ 6,0 . . . | 81 | 17 | 2 | 36 |
| Pectinase $p_H$ 6,0 . . . | 86 | 7 | 7 | 58 |
| Hyaluronidase $p_H$ 6,0 | 83 | 12 | 5 | 42 |
| Lysozym $p_H$ 6,0 . . . | 73 | 23 | 4 | 63 |
| Kontrollen $p_H$ 5,0 . . | 85 | 12 | 3 | 26 |
| Diastase $p_H$ 5,0 . . . | 89 | 10 | 1 | 31 |
| Pectinase $p_H$ 5,0 . . . | 87 | 7 | 6 | 43 |
| Hyaluronidase $p_H$ 5,0 | 90 | 5 | 5 | 29 |
| Lysozym $p_H$ 5,0 . . . | 89 | 9 | 2 | 17 |

$\beta$) Die Intensität der Färbung ist abhängig von der Menge der freien „reaktionsfähigen" $NH_2$-Gruppen der Proteine. Es müßte also die Färbung an Stärke zunehmen, wenn z. B. durch Harnstofflösungen durch Entfaltung von Proteinmolekülen oder durch Sprengung von H-Brücken mehr freie Aminogruppen entstehen. Wie die Befunde (Abb. 6) zeigen, ist dies auch der Fall.

$\gamma$) Extraktion der Nucleinsäuren durch Ribonuclease, n-HCl oder verschieden molare NaCl-Lösungen beeinflußten die Färbung nicht (Tabelle 5), wie dies auf Grund des „sauren" Charakters dieser Substanzen zu erwarten war.

Tabelle 7. *Färbbarkeit der Regeneratspitzen von kernhaltigen Hinterstücken nach verschieden langer Lipoidextraktion mit kochendem Methanol-Chloroform (1:1) unter Rückflußkühlung*

| Methanol-Chloroform-Extraktion in Stunden | Färbung % | | | N |
|---|---|---|---|---|
| | + | ± | — | |
| 0 | 89 | 9 | 2 | 27 |
| 1 | 92 | 7 | 1 | 36 |
| 2 | 86 | 11 | 3 | 35 |
| 4 | 87 | 10 | 3 | 43 |
| 12 | 94 | 6 | 0 | 56 |
| 24 | 86 | 12 | 2 | 59 |

$\delta$) Durch enzymatische Extraktion von Polysacchariden, Mucopolysacchariden und Glykoproteiden mit Diastase, Pectinase, Hyaluronidase oder Lysozym konnte ebenfalls keine deutliche Abnahme der Färbbarkeit beobachtet werden (Tabelle 6).

$\varepsilon$) Extraktion von Lipoiden mit Methanol-Chloroform-Gemisch (1:1) veränderte die Färbbarkeit nicht (Tabelle 7). Die Färbung beruht also auch nicht auf Lipoiden.

c) Wie die geschilderten Befunde zeigen, wird mit Azocarmin-B mit größter Wahrscheinlichkeit Protein dargestellt. Dieses Protein ist aber

gegenüber den verschiedenen Lösungsmitteln äußerst stabil (Tabelle 8). Es liegt daher die Annahme nahe, daß es sich nicht um ein einfaches Protein handelt, sondern daß es stabilisierende Nicht-Protein-Komponenten besitzt.

Für diese Möglichkeit sprechen vorläufige Befunde über das Vorkommen von PAS(Perjodic Acid SCHIFF; Methode nach HOTCHISS 1948)-positiven, mit Pectinase extrahierbaren Polysacchariden (Polyuronsäuren), die in der Spitzenregion wachsender Zellen lokalisiert sind.

Tabelle 8. *Färbbarkeit der Regeneratspitzen kernhaltiger Hinterstücke mit Azocarmin-B nach verschiedenen Extraktionsversuchen*

| Behandlung mit | Färbung % | | | N |
|---|---|---|---|---|
| | + | ± | — | |
| $H_2O$, 10 min, 100° C | 93 | 7 | 0 | 30 |
| Puffer $p_H$ 2, 12 Std, 22° C | 91 | 8 | 1 | 27 |
| Puffer $p_H$ 4, 12 Std, 22° C | 87 | 13 | 0 | 43 |
| Puffer $p_H$ 6, 12 Std, 22° C | 93 | 6 | 1 | 38 |
| Puffer $p_H$ 8, 12 Std, 22° C | 89 | 9 | 2 | 35 |
| m/10 KOH, 10 min, 50° C | 79 | 11 | 10 | 29 |
| Harnstoff, konzentriert in $H_2O$, 12 Std, 22° C | 76 | 23 | 1 | 27 |
| Formamid, konzentriert, 12 Std, 22° C | 77 | 18 | 5 | 38 |
| Ameisensäure, konzentriert, 5 min, 22° C | 2 | 12 | 86 | 43 |
| Thioglykolsäure, 10%ig in $H_2O$, 12 Std, 22° C | 80 | 17 | 3 | 27 |
| Thioglykolsäure, konzentriert, 12 Std, 22° C | 87 | 10 | 3 | 26 |
| Schwefelsäure, konzentriert, 30 sec, 22° C | 88 | 8 | 4 | 12 |
| Hypochlorit, 1%ig, 4 min, 22° C | 6 | 11 | 83 | 35 |

Die mit Azocarmin-B darstellbaren Proteine können also ihrem chemischen Verhalten nach mit dem Verhalten von Skleroproteinen verglichen werden, da diese teilweise eine analoge Resistenz den geprüften Lösungsmitteln gegenüber besitzen (z. B. Kollagen, Elastin, usw.).

### *3. Physiologisches Verhalten der mit Azocarmin-B darstellbaren Proteine in der Stielspitze*

Die mit Azocarmin-B bei $p_H$ 2 färbbaren Proteine — im folgenden kurz als AzP bezeichnet — sind, wie wir sahen, in der Acetabularienzelle polar verteilt und können nur bei wachsenden Pflanzen dargestellt werden (s. S. 505). Diese Befunde führten zu den Untersuchungen über das physiologische Verhalten der AzP unter Licht- und Dunkelbedingungen, Bedingungen also, unter denen das Wachstum gefördert oder aber sistiert wird. Das Wachstum bei *Acetabularia* ist als morphogenetischer Prozeß kernabhängig (HÄMMERLING 1934a, b, c, 1946, 1953). Es war daher die Frage, ob das Vorkommen der AzP in den Wuchszonen, also an Orten starker morphogenetischer Leistungen, von der Gegenwart und Wirkung des Zellkernes abhängig ist oder nicht.

a) In basalen Stielregionen (Hinterstücken) können die AzP cytologisch nicht nachgewiesen werden. Ob es sich dabei um ein wirkliches Fehlen der AzP handelt oder ob geringe Mengen AzP stark verteilt doch vorhanden sind, kann nicht gesagt werden. Es war aber von Interesse, das Auftreten der AzP bei der Regeneration einer Stielspitze aus einem kernhaltigen Hinterstück, in dem anfangs kein AzP nachgewiesen werden kann, zu erfassen. Die erhaltenen Ergebnisse sind in Tabelle 9 und in Abb. 5 dargestellt (vgl. auch Abb. 3 und Tabelle 1). Hiernach zeigt sich, daß mit dem Einsetzen der Regeneration einer Stielspitze AzP auftritt, das, wie aus Messungen im Photometer hervorgeht, an Menge zunimmt, je stärker die Regeneration ist. Ob die Menge im Verlaufe des Wachstums ständig zunimmt oder ob bestimmte Grenzwerte erreicht werden oder ob AzP für die Wuchsprozesse verbraucht wird, ist nicht feststellbar.

Tabelle 9. *Färbung der Regeneratspitzen kernhaltiger Hinterstücke (RH) mit Azocarmin-B bei Regeneration im Licht*

| | Färbung % | | | N |
|---|---|---|---|---|
| | + | ± | — | |
| RH 2 Tage Licht | 7 | 28 | 65 | 163 |
| RH 7 Tage Licht | 69 | 27 | 4 | 150 |
| RH 14 Tage Licht | 89 | 10 | 1 | 99 |
| RH 21 Tage Licht | 99 | 1 | 0 | 127 |
| RH 28 Tage Licht | 94 | 4 | 2 | 186 |

b) Unterdrückt man die Regeneration durch Dunkelstellen der Versuchsteile (Stich 1953, 1956), so kann fast in keinem Fall AzP nachgewiesen werden (Tabelle 10).

Tabelle 10. *Färbung der Stielspitzen mit Azocarmin-B bei sofort nach der Amputation verdunkelten kernhaltigen Hinterstücken (RH)*

| | Färbung % | | | N |
|---|---|---|---|---|
| | + | ± | — | |
| RH 0 Tage dunkel | 0 | 6 | 94 | 68 |
| RH 7 Tage dunkel | 1 | 12 | 87 | 56 |
| RH 14 Tage dunkel | 0 | 16 | 84 | 43 |
| RH 28 Tage dunkel | 2 | 7 | 91 | 78 |

c) Läßt man kernhaltige Hinterstücke im Licht regenerieren, bis sie eine starke Anreicherung von AzP an der Stielspitze besitzen, und sistiert dann das Wachstum durch Dunkelheit, so verschwindet das doch relativ stabile AzP bereits nach kurzer Verdunkelung der Teile wieder aus der Stielspitze, d. h., da die Grundabsorption des Protoplasten nicht erhöht wird, es wird abgebaut oder so umgebaut, daß es färberisch nicht mehr nachweisbar ist (Tabelle 11, oberer Teil und Abb. 7). Werden die Teile anschließend wieder belichtet, wonach sie alsbald wieder auswachsen, so ist erneut eine Anreicherung von AzP in der Stielspitze festzustellen (Tabelle 11, unterer Teil).

d) Die unter a—c geschilderten Befunde zeigen, daß die Anreicherung von AzP mit der Wuchsleistung der Teile in engem Zusammenhang steht: wächst ein kernhaltiges System, so wird AzP vermehrt, wird aber das Wachstum sistiert, so wird es abgebaut. Um dieses Ergebnis noch näher zu prüfen, untersuchten wir 10 mm lange kernlose Teile

aus der hintersten Stielregion (H), die auch unter Lichtbedingungen nicht wachsen, sowie ebenso lange kernlose Teile der apikalen Stielregion (V), die anfänglich ein gutes Wuchsvermögen besitzen (HÄMMERLING 1934c, 1936; WERZ und HÄMMERLING 1959), ihr Wachstum aber früher oder später einstellen (Abb. 8). Diese Versuche waren gleichzeitig eine Kontrolle dafür, ob die AzP-Bildung ausschließlich von der photosynthetischen Leistung des Systemes abhängig ist, was aus den Licht-Dunkelversuchen an kernhaltigen Teilen nicht entschieden werden kann.

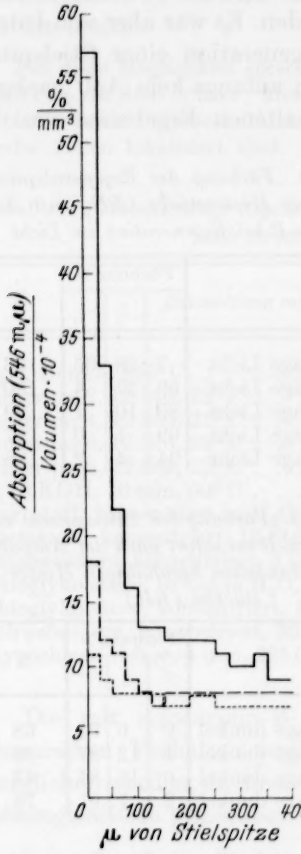


Abb. 7. Mikrophotometrische Messungen der Azocarmin-Färbung der Stielspitzen bei kernhaltigen Hinterstücken, die während 10 Tagen Belichtung regenerierten, danach dunkelgestellt wurden, worauf sie ihr Wachstum ± sofort einstellten. (——— Kontrolle; nicht verdunkelte Teile; Regeneratlängen i. M. 4,4 mm/Teil; *N* 7 Messungen. — — — — Teile 7 Tage verdunkelt; Regeneratlängen i. M. 4,1 mm/Teil; *N* 10 Messungen. ·------· Teile 28 Tage verdunkelt; Regeneratlängen i. M. 4,2 mm/Teil; *N* 10 Messungen)

Tabelle 11. *Färbung der Regeneratspitzen von 10 Tage belichteten, kernhaltigen Hinterstücken (RH), die danach verdunkelt und danach wieder belichtet wurden*

| | Färbung % | | | N |
|---|---|---|---|---|
| | + | ± | — | |
| RH 10 Tage Licht, dann | | | | |
| 0 Tage dunkel | 85 | 14 | 1 | 191 |
| 7 Tage dunkel | 1 | 33 | 66 | 195 |
| 14 Tage dunkel | 0 | 10 | 90 | 173 |
| 28 Tage dunkel | 0 | 1 | 99 | 175 |
| danach wieder | | | | |
| 7 Tage Licht | 74 | 25 | 1 | 126 |
| 14 Tage Licht | 91 | 9 | 0 | 145 |
| 28 Tage Licht | 98 | 2 | 0 | 46[1] |

[1] Die meisten Versuchspflanzen hatten Hüte gebildet.

Die Ergebnisse sind in Tabelle 12 zusammengefaßt. Danach kann bei den praktisch nicht wuchsfähigen, wohl aber photosynthetisierenden H's kein AzP nachgewiesen werden. Bei den V's aber, die bei Beginn des Versuches viel AzP in der Stielspitze angereichert hatten, nimmt der Gehalt an AzP trotz Belichtung rapide ab. Demnach ist die Bildung der AzP nicht von der photosynthetischen Leistung eines Systemes abhängig. Photosynthese ist dafür wohl eine notwendige, aber nicht hinreichende

Bedingung. Es ergab sich vielmehr eine sehr deutliche Korrelation mit der jeweiligen Wuchsleistung. Kernlose Hinterstücke besitzen ± keine morphogenetischen Substanzen und daher keine morphogenetischen Fähigkeiten. Kernlose Vorderstücke enthalten einen Speicher morphogenetischer Substanzen, durch den sie teilweise zu enormen Leistungen befähigt sind. Durch den Verbrauch der morphogenetischen Substanzen aber nehmen im Laufe der Zeit auch die morphogenetischen Leistungen der Vorderstücke ab. Parallel zur Senkung der morphogenetischen Leistung der Vorderstücke — gemessen an der Wuchsleistung — nimmt auch, wie in Abb. 8 dargestellt wurde, der Gehalt an AzP ab.

Tabelle 12. *Azocarminfärbung bei kernlosen Vorderstücken (V's) und Hinterstücken (H's) am Licht. Ausgangslängen der Teile 10 mm*

| | | Färbung % | | | N |
|---|---|---|---|---|---|
| | | + | ± | — | |
| V's | 2 Tage Licht | 93 | 6 | 1 | 73 |
| | 7 Tage Licht | 43 | 17 | 40 | 62 |
| | 14 Tage Licht | 14 | 14 | 73 | 60 |
| | 28 Tage Licht | 1 | 16 | 83 | 48 |
| H's | 2 Tage Licht | 0 | 38 | 62 | 27 |
| | 7 Tage Licht | 0 | 22 | 78 | 38 |
| | 14 Tage Licht | 0 | 14 | 86 | 24 |
| | 28 Tage Licht | 0 | 28 | 72 | 16 |

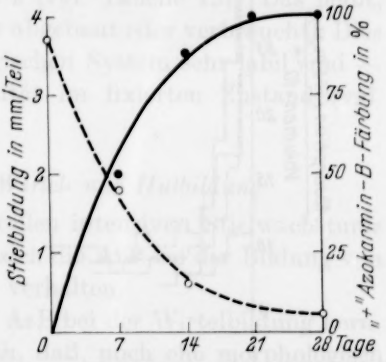


Abb. 8. Vergleich der Stielbildung der kernlosen V's in mm/Teil (●——●) mit der Färbung der Spitzenregion mit Azocarmin-B (○– – –○). (Die Stielbildung wurde aus Messungen an 25 Teilen ermittelt, für die Färbung s. Tabelle 12). Erlöschen der Stielbildung nach ca. 14 Tagen, danach erfolgende geringfügige Erhöhung der Stiellängen sind teilweise auf sekundäre Streckung zurückzuführen (HÄMMERLING, unveröff.)

e) Wir fanden, daß die AzP bei wachsenden kernhaltigen Teilen (RH's) vermehrt werden (Tabelle 1 und 2; Abb. 5), bei wachsenden kernlosen Teilen (V's) abnehmen und bei den nicht wachsenden kernlosen Teilen (H's) nicht gebildet werden (Tabelle 12). Diese Befunde legen die Annahme nahe, daß die AzP unter der Wirkung des Zellkernes gebildet werden. Durch die folgenden Versuche wurde diese Frage näher geprüft.

In den nicht wuchsfähigen kernlosen H's kann, wenn man ihnen in Dunkelheit den Kern beläßt, ein starkes Wuchsvermögen induziert werden. Dies zeigten die Untersuchungen von J. und CH. HÄMMERLING (1959a). Nach Amputation des Zellkernes in Dunkelheit und Wiederbelichtung der nunmehr kernlosen H's zeigen diese fast ebenso starke Wuchsleistungen wie wir sie von den kernlosen Vorderstücken kennen. Das heißt, daß in Dunkelheit vom Zellkern morphogenetische Substanzen oder ihre Vorstufen abgegeben werden und in das Hinterstück einwandern, auf Grund derer die H's zu ihren morphogenetischen Leistungen

befähigt werden, die ihrerseits wiederum auch eine Steigerung der Proteinproduktion bedingen können (WERZ unveröff.). Nach neueren Untersuchungen von J. und CH. HÄMMERLING (1959b) werden die morphogenetischen Substanzen oder ihre Vorstufen auch in Dunkelheit polar zum apikalen Stielende verfrachtet.

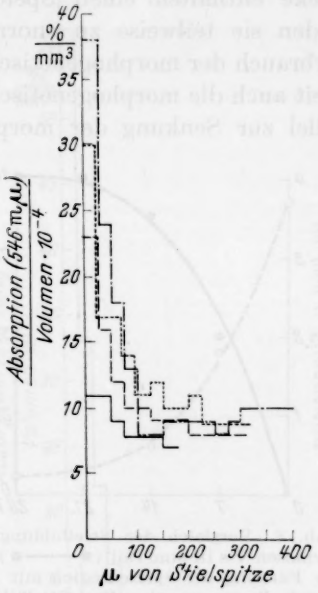


Abb. 9. Mikrophotometrische Messungen an kernlosen Hinterstücken (H's), denen zuvor in Dunkelheit der Zellkern verschieden lange Zeit belassen worden war, 7 Tage nach Wiederbelichtung. Die Messungen erfolgten nur an Teilen, die keine Hüte ausgebildet hatten (s. Text, S. 504). ——— nicht verdunkelte, sofort kernlos gemachte H's; Stielbildung i. M. 0,6 mm/Teil; *N* 8 Messungen. — — — — Hinterstücke, denen nach 7 Tagen Dunkelheit das kernhaltige Rhizoid amputiert wurde; Stielbildung i. M. 1,5 mm/Teil; *N* 10 Messungen. -------- Hinterstücke, denen der Zellkern 14 Tage nach Dunkelstellung amputiert wurde; Stielbildung i. M. 2,0 mm/Teil; *N* 10 Messungen. —·—·— Hinterstücke, denen der Kern nach 28 Tagen Dunkelheit amputiert wurde; Stielbildung i. M. 2,2 mm/Teil; *N* 8 Messungen

Tabelle 13. *Azocarmin-B-Färbung der Regeneratspitzen kernloser H's im Licht, die zuvor verschieden lange als kernhaltige Hinterstücke (RH) dunkel gehalten wurden*

Während der Verdunkelungsperiode der RH's werden keine AzP gebildet (s. Tabelle 10). Wuchsleistungen der kernlosen Teile Abb. 9 entsprechend.

| | Färbung % | | | N |
|---|---|---|---|---|
| | + | ± | — | |
| Sofort kernlose H's | | | | |
| 7 Tage Licht. . | 0 | 26 | 74 | 127 |
| 14 Tage Licht. . | 0 | 7 | 93 | 56 |
| 28 Tage Licht. . | 0 | 1 | 99 | 48 |
| RH 7 Tage dunkel, dann als H's | | | | |
| 7 Tage Licht. . | 53 | 26 | 21 | 98 |
| 14 Tage Licht. . | 9 | 36 | 55 | 63 |
| 28 Tage Licht. . | 0 | 16 | 84 | 57 |
| RH 14 Tage dunkel, dann als H's | | | | |
| 7 Tage Licht. . | 73 | 17 | 10 | 87 |
| 14 Tage Licht. . | 12 | 26 | 62 | 36 |
| 28 Tage Licht. . | 1 | 11 | 88 | 43 |
| RH 28 Tage dunkel, dann als H's | | | | |
| 7 Tage Licht. . | 79 | 12 | 9 | 93 |
| 14 Tage Licht. . | 16 | 18 | 66 | 46 |
| 28 Tage Licht. . | 0 | 7 | 93 | 35 |

Unsere Untersuchungen über die Bildung von AzP in solchen Teilen ergaben, daß entsprechend der Erhöhung der Wuchsleistungen die Bildung der AzP nach Wiederbelichtung um so stärker ist, je länger der Kern in Dunkelheit auf das Hinterstück einwirken konnte. Die Ergebnisse sind in Tabelle 13 und Abb. 9 dargestellt. Die Bildung der AzP erfolgt danach gegenüber den sofort kernlosen, nicht verdunkelten H's in deutlichem Umfang bei den 7 Tage kernhaltig verdunkelten und anschließend kernlos gemachten H's. Eine weitere Steigerung des AzP-Gehaltes erfolgt auch bei den zunächst 14 Tage im Dunkeln gehaltenen

kernhaltigen Teilen nach Wiederbelichtung (Tabelle 13). Dementsprechende Befunde ergaben sich aus den mikrophotometrischen Messungen (Abb. 9). Bei den 28 Tage verdunkelten Teilen ist aber gegenüber den 14 Tage im Dunkeln gehaltenen Teilen keine wesentliche Erhöhung der Anzahl der mit Azocarmin-B positiv anfärbbaren Pflanzen erfolgt (Tabelle 13). Messungen im Mikrophotometer jedoch zeigen (Abb. 9), daß die Menge der AzP auch in diesem Falle in der Stielspitze zunimmt. Werden die Teile weiter im Licht gehalten, verhalten sie sich wie die kernlosen Zellteile, z. B. die V's (vgl. Tabelle 12). Das heißt, die zuvor gebildeten AzP werden wieder abgebaut oder verbraucht. Dies zeigt wiederum, daß die AzP im biologischen System sehr labil sind — trotz ihrer großen chemischen Stabilität im fixierten Zustand (vgl. Tabelle 8).

### *4. Verhalten der AzP bei der Wirtel- und Hutbildung*

Wir sahen, daß die AzP an den Stellen intensiven Stielwachstums auftreten. Es war daher die Frage, ob sich die AzP bei der Bildung von Wirteln und Hüten in analoger Weise verhalten.

a) In Abb. 10 ist das Verhalten der AzP bei der Wirtelbildung kernhaltiger Teile dargestellt. Es zeigt sich, daß, noch ehe morphologisch sichtbar ein Wirtel angelegt wird, an den Stellen, an denen später die Differenzierung der Wirtel einsetzt, eine Anreicherung von AzP erfolgt (Abb. 10a, b). Ist der Wirtel sichtbar angelegt (Abb. 10c, d, e), so kann nur in den auswachsenden Wirtelhaaren AzP nachgewiesen werden, vorausgesetzt, daß der Stiel noch nicht weiter wächst. Wachsen Wirtelhaare und Stiel gleichzeitig, so ist in beiden Teilen AzP nachweisbar (Abb. 10f). Wie beim Stiel ist immer nur die vorderste Zone der wachsenden Wirtelhaare gefärbt (also deren eigentliche Wuchszone). Bei ausgewachsenen Wirteln ist AzP nicht mehr nachweisbar, d. h. der AzP-Anteil ist verbraucht oder abgebaut worden.

b) Der erste morphologisch sichtbare Hinweis auf die Entstehung eines Hutes ist eine „keulenförmige" Anschwellung der Stielspitze[1]. Bereits in diesem Stadium können wir eine ± ringförmige Anreicherung von AzP finden (Abb. 11a). Zu einem späteren Zeitpunkt gliedert sich diese auf die Stellen auf, an denen die Hutanlagen entstehen werden (Abb. 11b, c). Ist die morphologisch sichtbare Ausbildung der Hutanlagen erfolgt, können die AzP in den Primäranlagen und zu einem späteren Zeitpunkt in den ± ausdifferenzierten Coronae, in den Haaranlagen der Corona superior und in den Kammeranlagen nachgewiesen werden (Abb. 11d, e, f). Wächst ein angelegter Hut nicht mehr weiter

[1] Eine keulenförmige Anschwellung des Stielendes ist mitunter auch bei der Bildung von Wirteln deutlich zu erkennen (cf. Abb. 9a), jedoch erfolgt bei der Anlage von Hüten alsbald eine Aufteilung in viel mehr Anlagen.

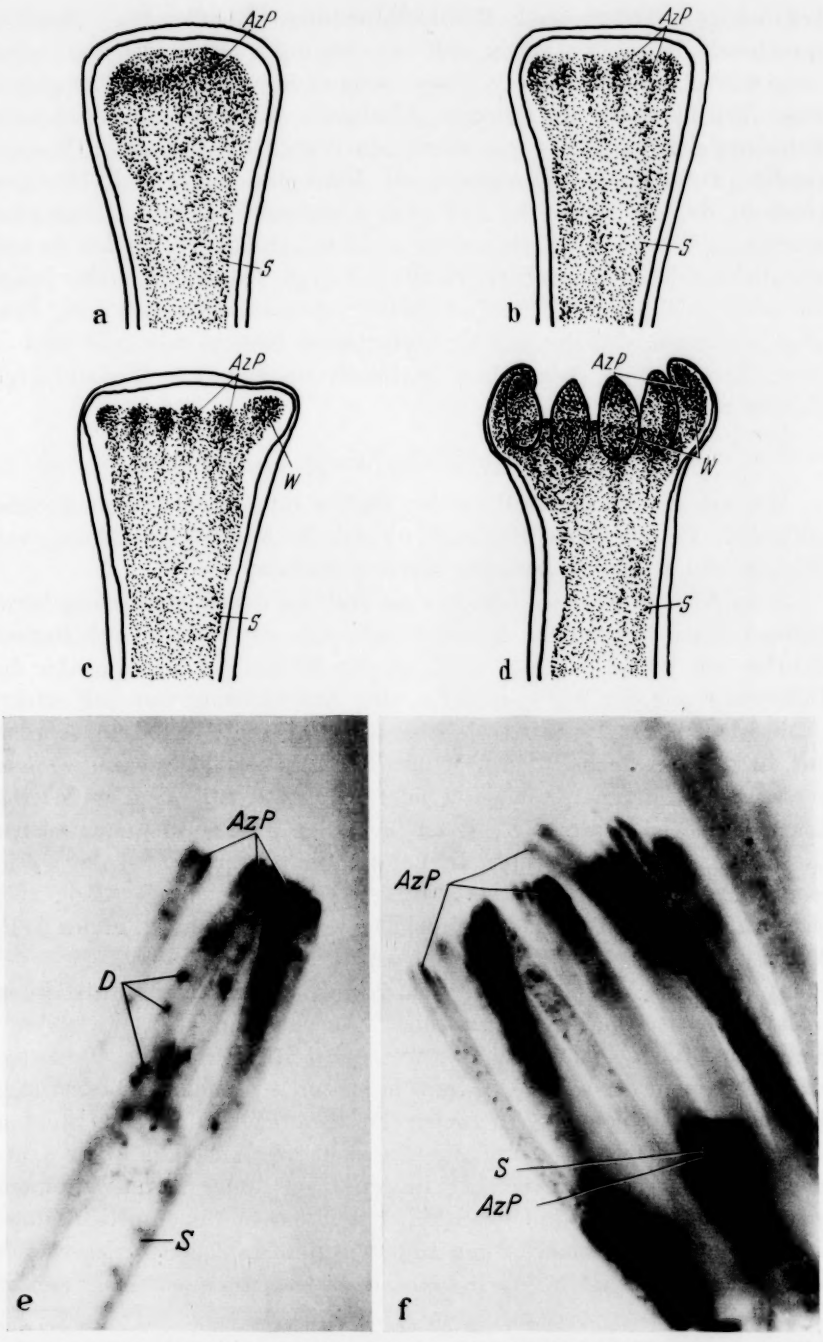


Abb. 10a—f. Verhalten der Azocarmin-B-Färbung bei der Bildung von Wirteln. (AzP = mit Azocarmin-B bei $p_H$ 2 färbbares Protein; *W* Wirtelanlage; *S* Stiel; *D* dunkelbraun gefärbte Einschlüsse, die auch im nichtgefärbten Zustande sichtbar sind.)
Etwa 60 × für e—f; a—d ca. 100 ×

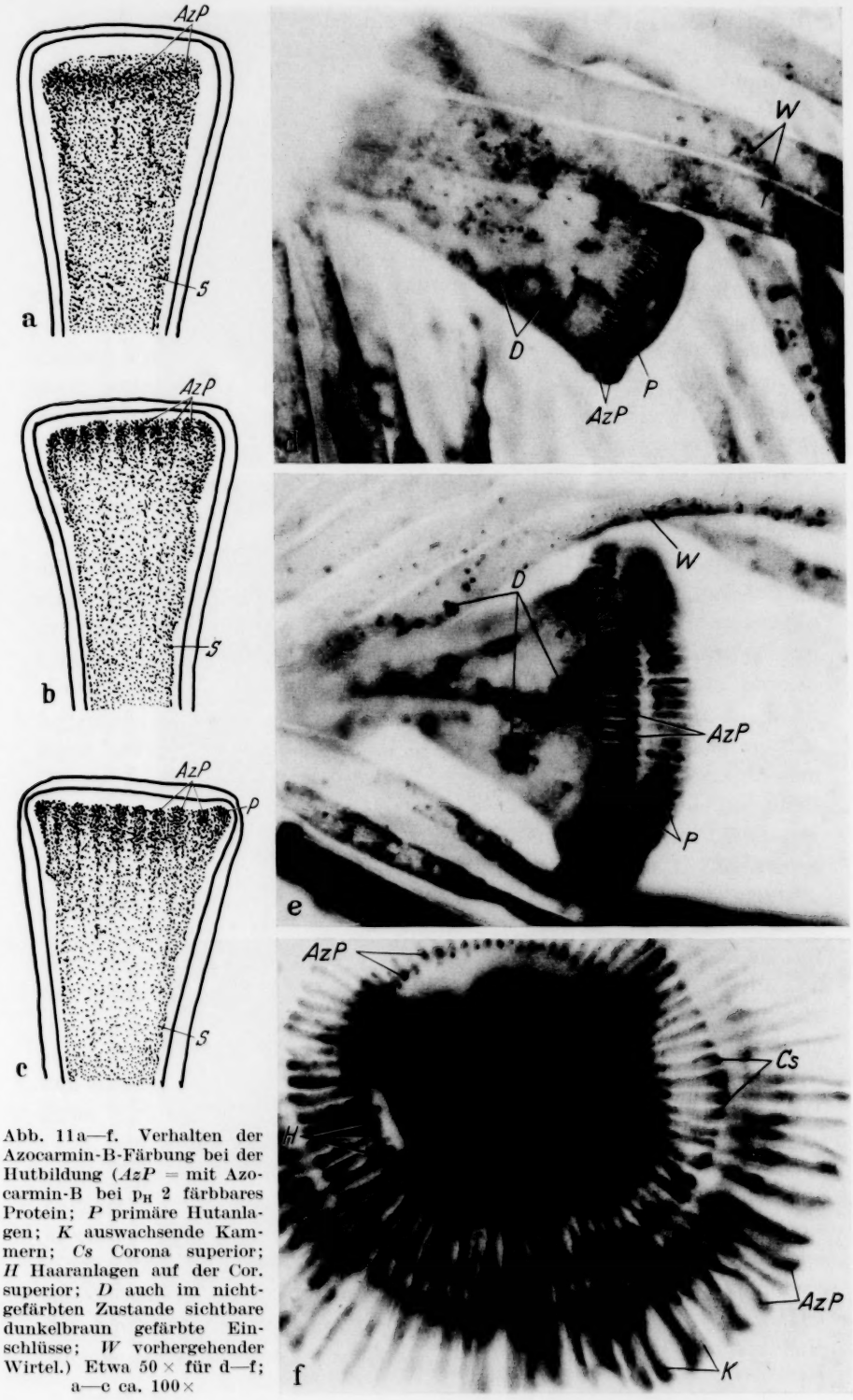


Abb. 11a—f. Verhalten der Azocarmin-B-Färbung bei der Hutbildung (*AzP* = mit Azocarmin-B bei $p_H$ 2 färbbares Protein; *P* primäre Hutanlagen; *K* auswachsende Kammern; *Cs* Corona superior; *H* Haaranlagen auf der Cor. superior; *D* auch im nichtgefärbten Zustande sichtbare dunkelbraun gefärbte Einschlüsse; *W* vorhergehender Wirtel.) Etwa 50× für d—f; a—c ca. 100×

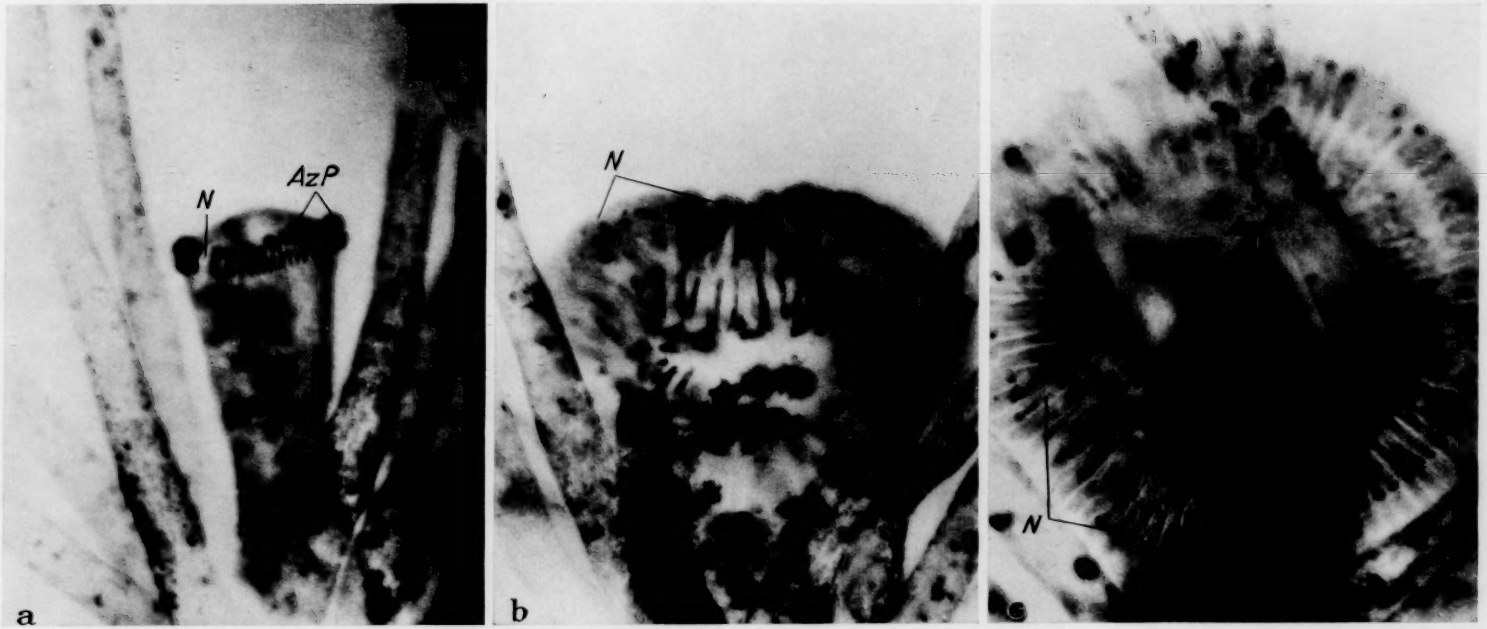


Abb. 12a—c. Azocarmin-B-Färbung bei atypischen Hutanlagen und Kümmerhüten (*AzP* = mit Azocarmin-B bei $p_H$ 2 färbbares Protein; *N* nicht anfärbbare, nicht weiter wachsende Primäranlagen; *S* den angelegten, aber nicht weiter wachsenden Hut durchwachsender Stiel.) Etwa 50×

(sog. Kümmerhüte), kann AzP nur in geringer Menge oder nicht mehr nachgewiesen werden (Abb. 12b). Wachsen von einem angelegten Hute nicht alle Kammern aus, ist AzP nur in den wachsenden Kammeranlagen nachweisbar, nicht aber in den nicht wachsenden (Abb. 12a).

## Diskussion

Die Befunde über die polare Verteilung der mit Azocarmin-B bei $p_H$ 2 darstellbaren Proteine (AzP), ihr apikal-basales Konzentrationsgefälle, ihr Vorkommen an Orten intensiver morphogenetischer Leistungen, ihre rapide Abnahme in kernlos gemachten Zellen, ihre Labilität unter biologischen Bedingungen in der Zelle und ihre „kernabhängige" Bildung zeigen, daß sich diese Proteine mindestens in gewissem Grade analog den „morphogenetischen Substanzen" bei *Acetabularia* verhalten. Trotzdem können wir beim gegenwärtigen Stande der Untersuchungen diese Proteine nicht mit diesen Substanzen gleichsetzen.

1. Ein Kriterium ist das Fehlen des Nachweises, daß die AzP oder ihre Vorstufen unter der direkten Kontrolle des Zellkernes oder in ihm selbst gebildet werden, wie es bei den morphogenetischen Substanzen der Fall ist (HÄMMERLING 1934b, c, 1953, 1957, J. und CH. HÄMMERLING 1959a). AzP sind zwar auch im Zellkern bzw. im Nucleolus von *Acetabularia* nachweisbar (WERZ unveröff.). Unter bestimmten physiologischen Bedingungen, darunter gerade auch in Dunkelheit, kann sogar strukturgebundenes AzP in Zellkernnähe dargestellt werden (WERZ, unveröff.). Aber es fehlt der Nachweis, daß dieses AzP vom Zellkern an das Cytoplasma abgegeben und im Cytoplasma zur Stielspitze transportiert wird — und zwar auch unter Dunkelbedingungen.

2. Innerhalb des Stieles sind die AzP praktisch nur in der äußersten Stielspitze nachweisbar, dagegen nicht in den basalen Stielregionen. Es ist zwar, wie bereits betont wurde, durchaus möglich, daß sie auch dort vorkommen, aber in einer so geringen Konzentration, daß sie mit der verwendeten Methode nicht mehr nachweisbar sind. Es bleibt also offen, ob ihr Konzentrationsgefälle dem der morphogenetischen Substanzen entspricht. Dieses erhöht sich an der Stielspitze, aber auch in den basalen Stielpartien sind morphogenetische Substanzen auf Grund ihrer Wirkungen nachweisbar (HÄMMERLING 1934b, c, 1936).

3. Ein weiteres Kriterium ist das Vorhandensein von morphogenetischen Substanzen oder ihrer Vorstufen im Stielende verdunkelter kernhaltiger Hinterstücke (J. und CH. HÄMMERLING 1959a, b). Und gerade in diesem Falle sind die AzP nicht nachweisbar. Allerdings besteht die Möglichkeit, daß die AzP in einer nicht anfärbbaren Vorstufe doch gebildet werden, die erst nach Wiederbelichtung, d. h. nach Fortsetzung der synthetischen Prozesse der Zelle zum färbbaren Protein wird. Das Gleiche wäre hinsichtlich der morphogenetischen Substanzen der Fall,

falls diese in Dunkelheit nur in Form von Vorstufen gebildet werden sollten (vgl. zu dieser noch nicht sicher entscheidbaren Frage J. und CH. HÄMMERLING 1959b).

Es wäre im Rahmen dieser Arbeit jedoch zu spekulativ, alle sich für das Für und Wider bietenden Möglichkeiten zu diskutieren. Auf Grund des modellmäßigen Verhaltens der AzP ist es aber vorläufig durchaus möglich, die AzP als chemisch faßbare Produkte der Wirkung morphogenetischer Substanzen aufzufassen und sie als Indicator morphogenetischer (bzw. Wuchs-)Leistungen der Zelle zu betrachten.

## Summary

1. With the acid dye Azocarmin-B (Bayer) special proteins (AzP) can be demonstrated at $p_H$ 2 in the stalk-tips of growing *Acetabularia* cells. These AzP are not demonstrable at non growing cells.

2. The AzP only originate when the cells are illuminated. If growth is blocked in darkened cells or if the capacity to grow is reduced in illuminated ones, the AzP disappear from the stalk-tip.

3. In non growing enucleated posterior parts AzP cannot be demonstrated. If, however, nucleate posterior parts are kept in the dark, then, after a various number of days, the rhizoids are cut off from these parts, and the now enucleated parts are relighted, the AzP can be demonstrated in the regenerating tips. They, however, disappear again corresponding to the cessation of growth.

4. In growing enucleated anterior parts a close correlation between the quantity of the AzP and the rate of growth is found. The decrease of the growth rate takes a parallel course to the diminution of the AzP content.

5. In nucleated cells the AzP can be demonstrated in all regions of morphogenesis, i. e. where whorls and caps are formed. In no more growing whorls and caps, however, the AzP disappear.

6. The AzP behave to a certain degree like a model of the „morphogenetic substances", but they cannot be identified with them. They can be considered, however, as products of the action of morphogenetic substances.

## Literatur

BETH, K.: Ein- und zweikernige Transplantate zwischen *Acetabularia mediterranea* und *Acetabularia Schenckii*. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **81**, 271 bis 312 (1943). — Experimentelle Untersuchungen über die Wirkungen des Lichtes auf die Formbildung von kernhaltigen und kernlosen *Acetabularia*-Zellen. Z. Naturforsch. **8b**, 334—342 (1953). — CLAUSS, H.: Über quantitative Veränderungen der Chloroplasten- und cytoplasmatischen Proteine in kernlosen Teilen von *Acetabularia mediterranea*. Planta (Berl.) **52**, 334—350 (1958). — CLAUSS, H., u. K. KECK: Über die löslichen Kohlenhydrate der Grünalge *Acetabularia mediterranea* und deren quantitativen Veränderungen in kernhaltigen und kernlosen Teilen. Planta

(Berl.) **52**, 543—553 (1959). — DICKINSON, H. O.: Nature (Lond.) **163**, 485 (1949). Aus FLASCHENTRÄGER-LEHNARTZ, Physiologische Chemie, Bd. I. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1951. — HÄMMERLING, J.: Entwicklungsphysiologische und genetische Grundlagen der Formbildung bei der Schirmalge *Acetabularia*. Naturwiss. **22**, 829—836 (1934a). — Über Genomwirkungen und Formbildungsfähigkeit bei *Acetabularia*. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **132**, 424—462 (1934b). — Über formbildende Substanzen bei *Acetabularia mediterranea*, ihre räumliche und zeitliche Verteilung und ihre Herkunft. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **131**, 1—81 (1934c). — Studien zum Polaritätsproblem. Zool. Jb. **56**, 441—483 (1936). — Ein- und zweikernige Transplantate zwischen *Acetabularia mediterranea* und *Acetabularia crenulata*. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **81**, 114—180 (1943). — Zur Lebensweise, Fortpflanzung und Entwicklung verschiedener Dasycladaceen. Arch. Protistenk. **97**, 7—56 (1944). — Neue Untersuchungen über die physiologischen und genetischen Grundlagen der Formbildung. Naturwiss. **11**, 361—365 (1946). — Nucleo-cytoplasmic relationship in the development of *Acetabularia*. Int. Rev. Cytol. **2**, 475—498 (1953). — Nucleus and Cytoplasm in *Acetabularia*. 8. Congr. Intern. de Botan., Paris. Compt. rend. des Séances et Rapp. et Communic. déposés lors du Congr. dans la Section **10**, 87—103 (1957). — HÄMMERLING, J. u. CH.: Kernaktivität bei aufgehobener Photosynthese. Planta (Berl.) **52**, 516—527 (1959a). — Über Bildung und Ausgleich des Polaritätsgefälles bei *Acetabularia*. Planta (Berl.) **53** (1959b) (im Druck). — HÄMMERLING, J., H. CLAUSS, K. KECK, G. RICHTER and G. WERZ: Growth and Protein synthesis in nucleated and enucleated cells. Exp. Cell Res., Suppl. **6**, 210—226 (1958). — HÄMMERLING, J., u. H. STICH: Über die Aufnahme von $^{32}P$ in kernhaltige und kernlose Acetabularien. I. Z. Naturforsch. **9b**, 149—155 (1953). — HARMS, H.: Handbuch der Farbstoffe für die Mikroskopie, II. Kamp-Lintfort: Staufen-Verlag 1957. — HOTCHKISS, R. D.: Arch. Biochem. **16**, 131 (1948). Aus L. LISON, Histochimie et Cytochimie animales. Paris: Gauthier-Villard 1953. — KAUFMANN, B. P., H. GAY and M. R. MCDONALD: Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **14**, 85 (1950). Aus A. G. E. PEARSE, Histochemistry. Boston: Little, Brown & Co. 1954. — LISON, L.: Histochimie et Cytochimie animales. Paris: Gauthier-Villard 1953. — LOEB, J.: Die Eiweißkörper und die Theorie der kolloidalen Erscheinungen. Berlin 1924. Aus FLASCHENTRÄGER-LEHNARTZ, Physiologische Chemie, Bd. I. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1951. — MAZIA, D., T. HAYASHI and K. YUDOWITCH: Cold Spr. Harb. Sympos. quant. Biol. **12**, 122 (1947). Aus A. G. E. PEARSE, Histochemistry. Boston: Little, Brown & Co. 1954. — SCHULZE, K. L.: Cytologische Untersuchungen an *Acetabularia mediterranea* und *Acetabularia Wettsteinii*. Arch. Protistenk. **92**, 179—225 (1939). — STICH, H.: Der Nachweis und das Verhalten von Metaphosphaten in normalen, verdunkelten und trypaflavinbehandelten Acetabularien. Z. Naturforsch. **8b**, 36—44 (1953). — Änderungen von Kern und Polyphosphaten in Abhängigkeit von dem Energiegehalt des Cytoplasmas bei *Acetabularia*. Chromosoma (Berl.) **7**, 693—707 (1956). — WERZ, G.: Kernphysiologische Untersuchungen an *Acetabularia* I—III. Planta (Berl.) **46**, 113—153 (1955). — Membranbildung bei kernlosen wachsenden und nichtwachsenden Teilen von *Acetabularia mediterranea*. Z. Naturforsch. **12b**, 739—740 (1957). — WERZ, G., u. J. HÄMMERLING: Proteinsynthese in wachsenden und nichtwachsenden kernlosen Zellteilen von *Acetabularia*. Planta (Berl.) **53**, 145—161 (1959).

Dr. G. WERZ,
Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Abt. HÄMMERLING,
Wilhelmshaven, Anton-Dohrn-Weg

Planta 53, 522—531 (1959)

Aus dem Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Wilhelmshaven

# ÜBER BILDUNG UND AUSGLEICH DES POLARITÄTS-GEFÄLLES BEI *ACETABULARIA**

Von

J. und CH. HÄMMERLING

Mit 1 Textabbildung

*(Eingegangen am 25. März 1959)*

## I. Einleitung

In der normal am Licht aufwachsenden *Acetabularia*-Zelle besteht bekanntlich ein starkes Gefälle der Regenerationsfähigkeit: die Leistung kernloser Vorderstücke ist erheblich höher als die gleich großer anschließender Mittelstücke und sinkt bei den Hinterstücken auf $\pm 0$ herab (HÄMMERLING 1934a, b; 1943, 1953, 1957; HÄMMERLING u. Mitarb. 1958). Der Abfall ist bei den einzelnen *Acetabularia*-Arten und auch bei verschiedenen Nachzuchten derselben Art unterschiedlich steil, doch stets gleichsinnig; er beruht nach allen bisherigen Untersuchungen auf einem apikal-basalen Gefälle „morphogenetischer Substanzen", die oder deren Vorstufen aus dem Kern in das Plasma entlassen werden.

Die Abgabe dieser Substanzen und ihre Anreicherung im Cytoplasma findet, wie kürzlich berichtet wurde, auch bei gestoppter Photosynthese statt, obwohl dabei eine alsbaldige Umstellung der Zellprozesse und besonders auch der des Kernes auf Abbau oder wenigstens Stillstand erfolgt (J. u. CH. HÄMMERLING 1959; WERZ 1959a; in dieser Arbeit Abs. III). Daraus ergaben sich die Fragen, ob erstens ihr polares Gefälle bereits in Dunkelheit ausgebildet wird und ob zweitens dieses Gefälle auch nach Entfernung des Kernes in den kernlosen Teilstücken — vielleicht auf Grund einer im Plasma ausgebildeten Intimstruktur — sich erhält oder in Dunkelheit ohne von außen einwirkende Reize veränderlich ist.

## II. Material und Methode

Für alle im folgenden beschriebenen Versuche wurden kurz vor der Hutbildung stehende 3—4 cm lange Pflanzen von *Acetabularia mediterranea* verwendet, die in der üblichen Weise aufgezogen worden waren ($t$ = 21—22° C, 2500 Lux 12 Std täglich, Erd-Schreiber-Lösung; HÄMMERLING 1944, BETH 1953). Alle in den Tabellen angegebenen Leistungen beziehen sich auf eine Regenerationszeit von 14 Tagen. Sie stellen hinsichtlich Stiel- und Wirtelbildung den Endwert dar bis auf geringfügige sekundäre Streckungen; nur die Hutdurchmesser wurden z. T. danach noch größer. Die gebildeten Stiele waren stets typisch, d. h. vorn zugespitzt, die Wirtel meist typisch bis leicht atypisch; unter sie wurden in den Tabellen auch die

* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Kümmerwirtel eingereiht, da sie nur in geringer Zahl vorkamen. Aus dem gleichen Grunde wurden die Kümmerhüte zu den typischen bis leicht atypischen Hüten gezählt. Beide Arten von Kümmerbildungen wurden in Kontrollen und Versuchsserien etwa in gleichem Verhältnis gebildet.

## III. Ergebnisse

1a. Zur Untersuchung der Frage, ob auch bei aufgehobener Photosynthese in Gegenwart des Kernes ein apikal-basales Konzentrationsgefälle entsteht, wurden in der früher beschriebenen Weise kernhaltige 1,1—1,2 cm lange Hinterstücke einige Tage verdunkelt, wodurch in ihnen ein vorher nicht vorhandenes Regenerationsvermögen entstand (J. u. Ch. Hämmerling 1959). Danach wurde der Kern in möglichst geringer Beleuchtung amputiert und anschließend sofort das 1 cm lange kernlose Stück $M$ in einen vorderen Teil $M_1$ und einen hinteren $M_2$ zerlegt. $M_1$ und $M_2$ wurden ans Licht gebracht und ihre Regenerationsleistungen gemessen. Sie sind in den Tabellen 1 und 2 zusammengestellt.

Tabelle 1. *1,2 cm lange kernhaltige Teile 11d verdunkelt*
*Das nach Abtrennung des Rhizoides erhaltene 1 cm M (Kontrolle a) sofort in verschieden lange $M_1$ und $M_2$ zerschnitten und wiederbelichtet (b—d).*

| | | n | Stiellänge cm | Leistung | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Stielzuwachs cm/Teil | Wirtel % | Hüte % (max. ⌀ 0,08 cm) |
| a | $M$ | 45 | 1,0 | 0,28 | 71 | 7 |
| b | $M_1$ | 49 | 0,15 | 0,08 | 20 | 0 |
| | $M_2$ | 51 | 0,85 | 0,16 | 22 | 0 |
| c | $M_1$ | 51 | 0,30 | 0,18 | 31 | 0 |
| | $M_2$ | 49 | 0,70 | 0,15 | 4 | 0 |
| d | $M_1$ | 47 | 0,70 | 0,26 | 66 | 4 |
| | $M_2$ | 23 | 0,30 | 0 | 0 | 0 |

Man erkennt einen gleichsinnigen, vielleicht noch stärkeren polaren Abfall, als er bei normal im Licht aufgezogenen ganzen Pflanzen bekannt geworden ist. Schon die 0,15 cm langen $M_1$ in Tabelle 1b zeigten hinsichtlich der Wirtelbildung etwa dieselben Leistungen wie die 0,85 cm, also über 5mal so langen $M_2$. Die 0,3 cm langen $M_1$ der Tabelle 1c und 2d besaßen, verglichen mit denen zu ihnen gehörenden $M_2 = 0{,}7$ cm, eine wesentlich höhere Regenerationsfähigkeit, hier in beiden Fällen auch die Stielbildung eingeschlossen. Weiterhin läßt sich Tabelle 5b entnehmen, daß in der dort dargestellten Serie, in der die $M$ zu $M_1 = M_2 = 0{,}5$ cm halbiert wurden, die $M_2$ keinerlei Wirtel- oder Hutbildung und nur noch geringfügiges Stielwachstum aufwiesen. Entsprechendes geht aus Tabelle 6a für $M_1 = M_2 = 0{,}75$ cm hervor. Die

Tabelle 2. *1,2 cm lange kernhaltige Teile 6d verdunkelt Das nach Abtrennen des Rhizoides erhaltene M = 1 cm (Kontrolle a nur 0,8 cm) in verschieden lange $M_1$ und $M_2$ zerschnitten und wiederbelichtet (b—d); andere Nachzucht als Tabelle 1.*

| | | n | Stiellänge cm | Leistung | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Stielzuwachs cm/Teil | Wirtel % | Hüte % (max. ø 0,12 cm) |
| a | $M$ | 50 | 0,80 | 0,20 | 50 | 0 |
| b | $M_1$ | 38 | 0,10 | 0,03 | 3 | 0 |
| | $M_2$ | 52 | 0,90 | 0,16 | 17 | 2 |
| c | $M_1$ | 44 | 0,20 | 0,07 | 18 | 0 |
| | $M_2$ | 49 | 0,80 | 0,13 | 8 | 0 |
| d | $M_1$ | 48 | 0,30 | 0,14 | 19 | 0 |
| | $M_2$ | 49 | 0,70 | 0,10 | 6 | 0 |

$M_1$ = 0,7 cm langen Teile der Tabelle 1d schließlich erreichten fast schon die Leistungen der 1 cm Kontrollen (1a). Zwar waren sie etwa um ein Drittel kürzer, doch fehlte ihnen das hintere Drittel, in dem also keine „morphogenetischen Substanzen" angereichert waren. Die Serien b und c der Tabelle 2 fügen sich den geschilderten Ergebnissen ein.

Daß die Summe der Leistungen von $M_1 + M_2$ so weit hinter denen der unzerteilten 1 cm bzw. 0,8 cm langen Kontrollen zurückblieb, ist aus verschiedenen Gründen verständlich[1]. Die Leistungsfähigkeit eines Teilstückes hängt außer von der Menge der „morphogenetischen Substanzen" davon ab, welche Realisierungsmöglichkeiten sie vorfinden. Hier bedingt die Kleinheit der $M_1$-Stücke von 0,1—0,5 cm eine geringe photosynthetische Aktivität, die sich auf die Leistungsfähigkeit auswirken dürfte, und muß außerdem mit einer Allgemeinschädigung durch die mehrfachen Amputationen gerechnet werden.

b. Der Leistungsabfall war in den besprochenen 1 cm-Stücken der Tabellen 1 und 2 besonders steil. Zum Vergleich wurden ganze am Licht aufgewachsene, noch hutlose Pflanzen mit 3—4 cm Stiellänge 10 Tage verdunkelt, davon Vorderstücke $V$ und zwei aufeinanderfolgende Mittelstücke $M_1$ und $M_2$ hergestellt, wiederbelichtet und ihre Regenerationsleistungen mit denen der unverdunkelten Kontrollen verglichen. In

[1] Gemeint ist stets die Gesamtleistung. Die Komponenten, aus denen sie sich zusammensetzt: Stiel-, Wirtel-, Hutbildung, also wesensverschiedene Differenzierungen, brauchen aber nicht gleichartig betroffen zu werden. In den Serien der Tabelle 1 und 2 ist die Summe des Stielzuwachses von $M_1$ und $M_2$ kaum betroffen, tendiert bei 1c und 2d sogar zu einer gewissen Erhöhung. In der b-Serie der Tabelle 5 war auch die Stielbildung betroffen. Generell gilt für die drei Komponenten, daß am leichtesten die Hutbildung, danach die Wirtelbildung und am wenigsten das Stielwachstum betroffen wird.

Tabelle 3. *Ganze Pflanzen 10d verdunkelt, davon V, $M_1$, $M_2$ geschnitten (b) und ihre Regenerationsleistung den unverdunkelten Kontrollen (a) gegenübergestellt*

| | | n | Stiellänge cm | Leistung | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Stielzuwachs cm/Teil | Wirtel % | Hüte % (max. ∅ 0,22 cm) | Wirtel + Hüte % |
| | *V* | 18 | 0,83 | 0,28 | 100 | 33 | 133 |
| a | $M_1$ | 17 | 0,81 | 0,17 | 60 | 0 | 60 |
| | $M_2$ | 21 | 0,92 | 0,12 | 19 | 0 | 19 |
| Summe | | | | 0,57 | 179 | 33 | 212 |
| | *V* | 18 | 0,74 | 0,28 | 122 | 17 | 139 |
| b | $M_1$ | 19 | 0,76 | 0,25 | 89 | 0 | 89 |
| | $M_2$ | 20 | 0,94 | 0,27 | 70 | 0 | 70 |
| Summe | | | | 0,80 | 281 | 17 | 298 |

Tabelle 4. *Ganze Pflanzen 9d verdunkelt, in V, $M_1$ und $M_2$ zerschnitten, wiederbelichtet (b). Unverdunkelte Kontrollen (a).*

| | | n | Stiellänge cm | Leistung | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Stielzuwachs cm/Teil | Wirtel % | Hüte % (max. ∅ 0,23 cm) | Wirtel + Hüte % |
| | *V* | 31 | 0,81 | 0,31 | 119 | 42 | 161 |
| a | $M_1$ | 30 | 0,79 | 0,17 | 17 | 0 | 17 |
| | $M_2$ | 31 | 0,96 | 0,13 | 10 | 0 | 10 |
| Summe | | | | 0,61 | 146 | 42 | 188 |
| | *V* | 33 | 0,77 | 0,34 | 167 | 51 | 218 |
| b | $M_1$ | 33 | 0,76 | 0,32 | 106 | 21 | 127 |
| | $M_2$ | 32 | 0,91 | 0,29 | 66 | 9 | 75 |
| Summe | | | | 0,95 | 339 | 81 | 420 |

diesem Falle sollten weitere morphogenetische Substanzen zu den bereits polar verteilten hinzukommen. Die Tabellen 3 und 4 zeigen die Ergebnisse von zwei Serien aus verschiedenen Nachzuchten. Wie zu erwarten war, stieg die Gesamtleistung ($V + M_1 + M_2$) der verdunkelten Pflanzen gegenüber derjenigen der unverdunkelten erheblich an, obwohl die Kontrollen bis auf eine Ausnahme etwas länger geschnitten waren; doch erhielten die weiter hinten gelegenen Teile $M_1$ und $M_2$ einen prozentual größeren Zuwachs an Leistung als die Vorderstücke *V*. Bei der ersten Serie (Tabelle 3) erstreckte er sich sogar fast ganz auf die Mittelstücke. Infolgedessen stellt sich der polare Leistungsabfall bei den verdunkelten Pflanzen weniger steil dar als bei den Kontrollen, wie aus den Kurven in Abb. 1a, b ersichtlich ist. Auch die Kontrollen (3a, 4a) zeigen untereinander große Unterschiede im Gefälle, wie es bei verschiedenen Nachzuchten häufig vorkommt und schon anfangs betont wurde. Doch fallen beide steiler und liegen ganz unterhalb der Kurven, die das Verhalten der verdunkelten Pflanzen darstellen.

Welche Ursachen in diesen das Abflachen des Gefälles bei gesteigerter Leistungsfähigkeit bedingen, ist nicht ohne weiteres erklärlich. Es ist möglich, daß die „morphogenetischen Substanzen" bei dem durch die Dunkelheit herabgesetzten Stoffwechsel langsamer als im Licht zur Stielspitze wandern, oder auch, daß dort quasi eine Überfüllung eintritt und sie sich deshalb in den weiter hinten gelegenen Teilen stärker anhäufen, oder beides.

Auf jeden Fall wird auch hier der Aufbau eines polaren Gefälles in Dunkelheit bei Anwesenheit des Kernes demonstriert, nur eben mit der interessanten Variante, daß im Zusammenhange mit dem bereits vorhandenen Gefälle Verschiebungen des Gesamtgefälles der morphogenetischen Substanzen eintreten.

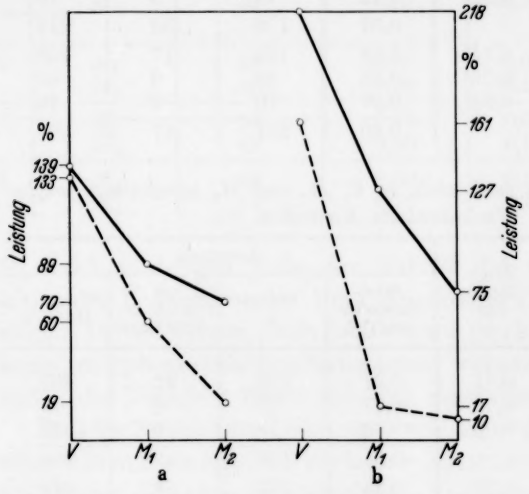


Abb. 1. Veränderung des Leistungsgefälles von kernlosen $V$, $M_1$ und $M_2$ nach vorhergehender 9—10tägiger Verdunkelung der ganzen kernhaltigen Zellen. Leistungen in diesem Falle nur in Prozenten der gebildeten Wirtel und Hüte ausgedrückt. – – – – kernlose Teile der normal belichteten Kontrollen, ——— ebenso nach Vorverdunkelung. Zwei Serien von verschiedenen Nachzuchten aus dem Material der Tabelle 3 und 4

2. Zur Klärung der zweiten Frage, ob nämlich das im Dunkeln aufgebaute polare Gefälle nur bei Gegenwart des Kernes erhalten bleibt, wurden die wie im ersten Versuch wuchsfähig gemachten Hinterstücke $M$ nach der Amputation des Kernes noch einmal einige Tage verdunkelt und erst dann in $M_1$ und $M_2$ zerschnitten. Das Ergebnis geht aus den Tabellen 5 und 6 hervor. Während in den sofort nach Kernabtrennung in $M_1$ und $M_2$ halbierten Kontrollen praktisch nur die $M_1$ regenerierten, hatte in den noch einige Tage verdunkelten $M$ ein Gefälleausgleich stattgefunden, so daß sich die Leistungen ihrer nun hergestellten $M_1$ und $M_2$ einander annäherten. Allerdings waren sie im Vergleich zu denen der gleich zerschnittenen Kontrollen stark abgesunken, bei welchen wiederum (s. Tabellen 1 und 2) ein Leistungsabfall gegenüber den unzerschnittenen $M$ festgestellt wurde (Tabelle 5). Außer den unter 1. angeführten Gründen könnte hierfür die zweite Dunkelhaft nach Abtrennung des Kernes verantwortlich sein, sei es durch eine weitere Allgemeinschädigung der Teile, sei es durch einen teilweisen Abbau ihrer „morphogenetischen Substanzen".

Tabelle 5. *1,1 cm lange kernhaltige Teile 7 d verdunkelt, danach das Rhizoid entfernt a: Das erhaltene M sofort belichtet. b: M sofort in $M_1$ und $M_2$ zerschnitten und belichtet. c: M nochmals 3 Tage verdunkelt, dann in $M_1$ und $M_2$ zerschnitten und belichtet.*

| | | n | Stiellänge cm | Leistung | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Stielzuwachs cm/Teil | Wirtel % | Hüte % (max. ⌀ 0,09 cm) |
| a | $M$ | 32 | 1,0 | 0,31 | 91 | 6 |
| b | $M_1$ | 62 | 0,5 | 0,19 | 50 | 2 |
| | $M_2$ | 55 | 0,5 | 0,03 | 0 | 0 |
| c | $M_1$ | 48 | 0,5 | 0,06 | 8 | 0 |
| | $M_2$ | 42 | 0,5 | 0,07 | 10 | 0 |

Tabelle 6. *1,6 cm lange kernhaltige Teile 9 d verdunkelt, danach das Rhizoid entfernt a: Das erhaltene M sofort in $M_1$ und $M_2$ zerschnitten und belichtet. b: M nochmals 2 Tage verdunkelt, dann in $M_1$ und $M_2$ zerschnitten und belichtet.*

| | | n | Stiellänge cm | Leistung | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Stielzuwachs cm/Teil | Wirtel % | Hüte % (max. ⌀ 0,12 cm) |
| a | $M_1$ | 50 | 0,75 | 0,19 | 66 | 26 |
| | $M_2$ | 48 | 0,75 | 0,05 | 0 | 0 |
| b | $M_1$ | 47 | 0,75 | 0,14 | 13 | 2 |
| | $M_2$ | 46 | 0,75 | 0,09 | 11 | 0 |

Nach dem Vorhergehenden stellte sich die weitere Frage, ob das Konzentrationsgefälle auch bei aus belichteten Pflanzen stammenden kernlosen Teilstücken im Dunkeln ausgeglichen wird oder in ihnen — vielleicht durch nur im Licht verlaufende chemische Prozesse — fester verankert ist. Zur Beantwortung dieser Frage wurden — wiederum von großen, noch hutlosen 3—4 cm langen Zellen — Teilstücke aus der vorderen Stielregion ($M$ ca. 1,5 cm bis 2,07 cm) abgeschnitten und sofort verdunkelt. Um die Stielspitze mit der Wuchszone auszuschalten und gleichmäßige Stieldicken zu haben, waren vorher vorne 0,5 cm oder 0,75 cm amputiert worden. Nach einigen Tagen wurden die $M$ zu $M_1$ und $M_2$ halbiert und wiederbelichtet. Ihre Regenerationsleistungen im Vergleich zu denen der gleich in $M_1$ und $M_2$ zerschnittenen Kontrollen sind den Tabellen 7—9 zu entnehmen: auch sie haben sich einander angenähert. In den Serien 7 b, c, 8 c, 9 b ist der Ausgleich ziemlich vollständig. Daß er in 8 b nach 3tägiger Verdunkelung noch nicht so weitgehend stattgefunden hatte, wie bei 8 c nach 5 Tagen (b und c stammten von der gleichen Nachzucht), ist bei einem Blick auf die Kontrollen nicht erstaunlich. Bei diesen war der Abfall der Regenerationsleistung von $M_1$ zu $M_2$ in Stiel-, Wirtel- und Hutbildung besonders stark und dürfte daher auch der Zeitfaktor für den Ausgleich mehr ins Gewicht fallen.

Tabelle 7. *Von ganzen Pflanzen vorne 0,75 cm amputiert Das darauf folgende ~1,5 cm lange M 3d (b), 7d (c) verdunkelt, danach in $M_1$ und $M_2$ zerschnitten und wiederbelichtet. a: sofort zerschnittene Kontrollen.*

| | | n | Stiellänge cm | Leistung | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Stielzuwachs cm/Teil | Wirtel % | Hüte % (max. ∅ 0,13 cm) | Wirtel + Hüte % |
| a | $M_1$ | 33 | etwa 0,75 | 0,11 | 30 | 3 | 33 |
| | $M_2$ | 41 | etwa 0,75 | 0,05 | 10 | 7 | 17 |
| b | $M_1$ | 35 | 0,78 | 0,09 | 26 | 11 | 37 |
| | $M_2$ | 37 | 0,79 | 0,09 | 30 | 8 | 38 |
| c | $M_1$ | 27 | 0,75 | 0,06 | 19 | 15 | 34 |
| | $M_2$ | 26 | 0,75 | 0,06 | 19 | 11 | 30 |

Ein Vergleich der Kontrollen 7a—9a untereinander zeigt nicht nur von neuem die bereits besprochene Verschiedenheit im polaren Gefälle, sondern auch die der absoluten Leistung in den von drei verschiedenen Nachzuchten stammenden Serien. Die Gesamtleistung ($M_1 + M_2$) der Serie in Tabelle 7a war am geringsten, allerdings sind dort vorne 0,75 cm amputiert gegenüber 0,5 cm bei Tabelle 8 und 9.

Tabelle 8. *Von ganzen Pflanzen vorne 0,5 cm amputiert Das darauf folgende M ca. 2,05 cm 3d (b), 5d (c) verdunkelt, in $M_1$ und $M_2$ zerschnitten und wiederbelichtet. a: Sofort zerschnittene Kontrollen.*

| | | n | Stiellänge cm | Leistung | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Stielzuwachs cm/Teil | Wirtel % | Hüte % (max. ∅ 0,22 cm) | Wirtel + Hüte % |
| a | $M_1$ | 25 | 1,03 | 0,18 | 76 | 44 | 120 |
| | $M_2$ | 41 | 1,04 | 0,05 | 7 | 5 | 12 |
| b | $M_1$ | 34 | 1,02 | 0,08 | 59 | 32 | 91 |
| | $M_2$ | 44 | 1,03 | 0,09 | 30 | 16 | 46 |
| c | $M_1$ | 27 | 1,04 | 0,07 | 59 | 15 | 74 |
| | $M_2$ | 30 | 1,02 | 0,07 | 33 | 30 | 63 |

Tabelle 9. *Von ganzen Pflanzen vorne 0,5 cm amputiert Das darauffolgende M ca. 1,6 cm 3d verdunkelt, in $M_1$ und $M_2$ zerschnitten und wiederbelichtet (b). a: Sofort zerschnittene Kontrollen.*

| | | n | Stiellänge cm | Leistung | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Stielzuwachs cm/Teil | Wirtel % | Hüte % (max. ∅ 0,18 cm) | Wirtel + Hüte % |
| a | $M_1$ | 41 | 0,82 | 0,20 | 78 | 22 | 100 |
| | $M_2$ | 52 | 0,83 | 0,13 | 50 | 6 | 56 |
| b | $M_1$ | 58 | 0,80 | 0,11 | 41 | 7 | 48 |
| | $M_2$ | 65 | 0,81 | 0,11 | 37 | 3 | 40 |

Bei Tabelle 9 war sie am größten, bei Tabelle 8 lag sie in der Mitte, obwohl die Teilstücke $M_1$ und $M_2$ dort am längsten waren. Ferner unterscheidet sich in den drei Serien auch das Verhältnis der Gesamtleistung ($M_1 + M_2$) der Versuchsteile zu der

der Kontrollen: bei Tabelle 7 leisteten die Versuchsteile wohl etwas mehr als die Kontrollen, jedenfalls deutlich in der 3-Tage-Serie (b), dafür waren freilich die gebildeten Wirtel zarter; Tabelle 8 zeigt etwa gleiche Gesamtleistungen, Tabelle 9 eine größere Leistung der Kontrollen als der Versuchsteile, wie es am wenigsten überrascht und auch in den Versuchen der Tabellen 5 und 6 der Fall war.

Die eindeutige Tendenz zum Gefälleausgleich ist aber gerade wegen der geschilderten Verschiedenheit des Materials überzeugend; sie wurde auch in weiteren, hier nicht angeführten Versuchen gefunden.

## IV. Diskussion

In unbelichteten kernhaltigen Systemen, deren kernloser, nicht regenerationsfähiger Teil erst während einer Dunkelperiode unter dem Einfluß des Kernes sein Regenerationsvermögen angenommen hat, entsteht genau wie in normal am Licht aufgezogenen Pflanzen ein polares Gefälle der Wuchsleistung, das bei 1 cm-Teilen am vorderen Stielende sogar besonders stark ausgeprägt ist. Dieses Gefälle verschwindet weitgehend, wenn die kernlos gemachten Teile vor der Wiederbelichtung noch einige Tage verdunkelt werden. Auch das Gefälle in kernlosen Teilen von normal belichteten Zellen wird weitgehend aufgehoben, wenn diese Teile verdunkelt werden. Es wurde also in allen besprochenen Versuchen ohne Wirkung äußerer Anlässe ein Polaritätsausgleich nach Entfernung des Kernes bei Ausschaltung der Photosynthese gefunden. Man kann daraus folgern, daß weder im Licht noch in Dauerdunkelheit eine festere Verankerung der „morphogenetischen Substanzen" oder ihrer Vorstufen[1] innerhalb des Plasmas erfolgt, welches also in dieser Hinsicht keine stabile, *richtende* Intimstruktur besitzt.

Das bei Anwesenheit des Kernes sowohl im Licht wie in Dunkelheit entstehende Gefälle stellt sich bei Wiederbelichtung der kern*losen* verdunkelten Teile wieder her, nachdem es in diesen weitgehend aufgehoben war. Denn sie wachsen dann aus, und zwar auch nach langer Dunkelhaft (HÄMMERLING, unveröffentlicht; vgl. auch BRACHET u. Mitarb. 1955). Es braucht sich dann aber nicht in der normalen Richtung zu bilden. Stellt es sich in der „falschen" Richtung her, so entstehen Heteromorphosen, wie sie auch bei stets belichteten kernlosen Teilen vorkommen (HÄMMERLING u. a. 1934a, 1936). Hierbei sind die richtenden Wirkungen äußerer Faktoren oft deutlich zu erkennen, z. B. die Licht-

[1] Nach den Versuchen BETHS (1953) darf angenommen werden, daß in Schwachlicht Vorstufen der „morphogenetischen Substanzen" gebildet werden, jedenfalls derjenigen, die zur Hutbildung führen, und daß diese erst in stärkerem Licht zur aktiven Stufe umgesetzt werden. Es wäre allerdings auch möglich, daß stets (auch in Dunkelheit) die definitive Form im Cytoplasma erscheint, daß es aber im Schwachlicht wegen Substrat-Beschaffenheiten nicht zur Hutbildung kommt. Stiel wird jedenfalls auch in Schwachlicht kontinuierlich gebildet, also müssen die dafür erforderlichen Substanzen *und* ihr Substrat vorhanden sein.

richtung nach unveröffentlichten Versuchen; auch können Kontraktion des Protoplasten oder Verklebung der Zellwände an der vorderen Schnittfläche eine Rolle spielen.

Im übrigen bestätigen die Befunde, daß bei *Acetabularia* eine stabile Strukturasymmetrie des Protoplasten nicht besteht, sondern eine Gefällepolarität vorliegt. Verschiedenheiten des Plasmas in den einzelnen Stielzonen (z. B. Clauss u. Keck 1959, Werz 1959b) sind für die Art der Formbildung nicht maßgebend. Die Umkehrung der morphogenetischen Leistungen (Heteromorphosen) ist eine echte Polaritätsumkehr, jedenfalls der Wuchszone, aus der die neue Bildung hervorgeht. Für alle Einzelheiten dieser den Rahmen der dargelegten Untersuchungen überschreitenden Fragen sei auf Hämmerling 1934a, 1936, 1955 verwiesen; vgl. auch Kühn 1955, S. 116, 153; Bünning 1957.

## Summary

1. At *Acetabularia*, already in darkness a strong apical-basal gradient of regenerating capacity is formed and maintained in the presence of the nucleus.

2. After elimination of the nucleus, the fall equalizes, if the enucleated parts remain in darkness for some days before reillumination. The same happens with darkened enucleated parts of plants, which are brought up on normal light conditions.

3. The experiments confirm the former conclusion, that in *Acetabularia* the concentration gradient of the "morphogenetic substances" is not fixed by an asymmetrical structure of the cytoplasm.

## Literatur

Beth, K.: Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes auf die Formbildung von kernhaltigen und kernlosen *Acetabularia*-Zellen. Z. Naturforsch. 8b, 334—342 (1953). — Brachet, J., H. Chantrenne et F. Vanderhaeghe: Recherches sur les interactions biochimiques entre le noyau et le cytoplasme chez les organismes unicellulaires. II. *Acetabularia mediterranea*. Biochim. biophys. Acta **18**, 544—563 (1955). — Bünning, E.: Polarität und inäquale Teilung des pflanzlichen Protoplasten. Protoplasmatologia **8**, 2—86 (1957). — Clauss, H., u. K. Keck: Über die löslichen Kohlenhydrate der Grünalge *Acetabularia mediterranea* und deren quantitative Veränderungen in kernhaltigen und kernlosen Teilen. Planta (Berl.) **52**, 543—553 (1959). — Hämmerling, J.: Über formbildende Substanzen bei *Acetabularia mediterranea*, ihre räumliche und zeitliche Verteilung und ihre Herkunft. Wilhelm Roux' Arch. Entwicklungs-Mechanik Org. **131**, 1—81 (1934a). — Regenerationsversuche an kernhaltigen und kernlosen Zellteilen von *Acetabularia Wettsteinii*. Biol. Zbl. **54**, 650—665 (1934b). — Studien zum Polaritätsproblem I—III. Zool. Jb. **56**, 441—486 (1936). — Entwicklung und Regeneration von *Acetabularia crenulata*. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererbungs-Lehre **81**, 84—113 (1943). — Zur Lebensweise, Fortpflanzung und Entwicklung verschiedener Dasycladaceen. Arch. Protistenk. **97**, 7—56 (1944). —

Nucleo-cytoplasmic relationships in the development of *Acetabularia*. Int. Rev. Cytol. **2**, 475—498 (1953). — Neuere Versuche über die Polarität und Differenzierung bei *Acetabularia*. Biol. Zbl. **74**, 545—554 (1955). — Nucleus and cytoplasm in *Acetabularia*. 8e Congr. Intern. de Botan., Paris, Compt. rend. des Séanc. et Rapp. et Communic. déposés lors du Congr. dans la Section **10**, 87—103 (1957). — HÄMMERLING, J. u. CH.: Kernaktivität bei aufgehobener Photosynthese. Planta (Berl.) **52**, 516—527 (1959). — HÄMMERLING, J., H. CLAUSS, K. KECK, G. RICHTER and G. WERZ: Growth and protein synthesis in nucleated and enucleated cells. Exp. Cell. Res. Suppl. **6**, 210—226 (1958). — KÜHN, A.: Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955. — WERZ, G.: Weitere Untersuchungen zum Problem der Kernaktivität bei gesenktem Zellstoffwechsel. Planta (Berlin) **52**, 528—533 (1959a). — Über polare Plasmaunterschiede bei *Acetabularia*. Planta (Berl.) **53**, 502—521 (1959b).

J. u. CH. HÄMMERLING,
Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Wilhelmshaven,
Anton-Dohrn-Weg

Planta 53, 532—550 (1959)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Innsbruck

# LICHT- UND TEMPERATURABHÄNGIGKEIT DER $CO_2$-ASSIMILATION VON FICHTE (*PICEA EXCELSA* LINK), ZIRBE (*PINUS CEMBRA* L.) UND SONNENBLUME (*HELIANTHUS ANNUUS* L.)*

Von

ARTHUR PISEK und ERICH WINKLER

Mit 11 Textabbildungen

*(Eingegangen am 4. April 1959)*

Noch immer wissen wir wenig, jedenfalls wenig Sicheres darüber, wie sich die Assimilation der verschiedenen höheren Landpflanzen mit den sie unmittelbar beeinflussenden Umweltsfaktoren ändert. Selbst über Thallophyten, die in mancher Hinsicht geeignetere Versuchsobjekte sind, u. a. weil bei ihnen das Spiel der Stomata wegfällt, ist nur einiges Grundsätzliche bekannt. Einigermaßen geklärt scheint die Bedeutung der $CO_2$-Konzentration der Luft, nicht ganz so jene des Lichtes und der Temperatur, obschon sich bereits im dritten Dezennium unseres Jahrhunderts Forscher verschiedener Länder konvergent diesem Thema zugewendet hatten. Wir erinnern kurz daran, daß HARDER (1921) mit dem Wassermoos Fontinalis wohl als erster kritische Versuche zu BLACKMANS Theorie der begrenzenden Faktoren anstellte, dessen Knickkurve zu einer logarithmischen korrigierte und unter anderem einwandfrei nachwies, daß zunehmende $CO_2$-Konzentration nur bei genügendem Licht ausgenützt wird. Rund 10 Jahre später diente ihm dieses Moos als Objekt, um die Lichtanpassung und mit dieser zusammenhängende Erscheinungen zu studieren (s. unten). Inzwischen hatten VAN DEN HONERT (1930) und VAN DER PAAUW (1932) die Temperaturabhängigkeit der Assimilation und Respiration von Algen sorgfältig untersucht. LUNDEGÅRDH hatte sich unter Benützung der von ihm entwickelten Glockenapparatur die $CO_2$-, Licht- und Temperaturabhängigkeit der Assimilation einiger krautiger Kulturpflanzen wie Kartoffel, Tomate, Gurke (1924) und Zuckerrübe (1927) angelegen sein lassen und dabei auch mit normalem $CO_2$-Gehalt der Luft (0,03 Vol-%) gearbeitet, statt wie vorher meist üblich, bloß unnatürliche hohe Konzentrationen bis zu mehreren Prozenten zu gebrauchen. Unter anderem kam es ihm auch schon auf die Bedeutung des Zusammenspiels der verschiedenen Faktoren für das Verhalten der Pflanzen in ihrer natürlichen Umwelt

* Herrn Prof. Dr. ADOLF SPERLICH zum 80. Geburtstag gewidmet.

(„Standort") an. Auch deutete er bereits auf Zusammenhänge des Verhaltens mit der Verbreitung der einzelnen Arten. Sein Arbeitskreis hat den Stoff erweitert, WALTHER (1927) sich mit *Vicia faba*, YOSHII (1928) mit *Phaseolus vulgaris*, BELJAKOFF (1930) mit *Hordeum*-Rassen befaßt. Ein Hauptergebnis dieser Arbeiten um LUNDEGÅRDH läßt sich darin zusammenfassen, daß bei Landpflanzen wie Thallophyten und Moosen die Assimilationsintensität mit zunehmendem Licht und mit zunehmendem $CO_2$-Gehalt anfangs rasch, dann immer langsamer, d. h. gemäß einer logarithmischen Kurve wächst. Das Bild der Temperaturabhängigkeit der Assimilation hingegen stellt eine Wellenkurve vor. Sie zeigt jedenfalls ein Hauptoptimum, das sich mit zunehmendem Licht und $CO_2$-Gehalt der Luft in Richtung höherer Temperatur verschiebt. Das Optimum klar zu fassen, reichte die Zahl und Genauigkeit der Bestimmungen allerdings nicht aus. So ergab sich beim Verbinden der aufeinanderfolgenden Werte häufig ein mehrmaliges Auf und Ab, in das wohl zu viel hineingedeutet wurde. Schon VAN DER PAAUW (1932) wie auch MÜLLER (1928) und BOYSEN-JENSEN (1932) haben es skeptisch betrachtet. Den beiden letztgenannten Forschern, die sich ihre eigene Methodik der Assimilationsbestimmung zurechtgelegt hatten (BOYSEN-JENSEN 1928 und 1932), verdanken wir im besondern die grundlegende Klarlegung der Lichtabhängigkeit der Assimilation bei Sonnen- und Schattenarten und -blättern sowie Analysen der Produktionsbilanz (BOYSEN-JENSEN 1932, MÜLLER 1951), wobei es nicht mehr bei krautigen Pflanzen blieb, sondern auch Bäume einbezogen wurden, denen man seit LUNDEGÅRDHS (1921) und STÅLFELTS (1921, 1924) ersten Arbeiten bis POLSTER (1950) weniger Aufmerksamkeit geschenkt hatte. Nachdem dann KOSTYTSCHEW u. Mitarb. (1928), später BOSIAN (1933) und HOLDHEIDE-HUBER-STOCKER (1936) neue Geräte für feldmäßiges Arbeiten durchkonstruiert hatten, nahm die Untersuchung des Verhaltens ökologisch verschiedener Typen an ihrem Standort erfreulichen Aufschwung. Dabei wurden auch einige wesentliche Erkenntnisse der Abhängigkeit der Photosynthese verschiedener Pflanzen von Licht und Temperatur ihrer natürlichen Umwelt gewonnen (z. B. CARTELLIERI 1940), worauf genauer einzugehen hier jedoch nicht der Platz ist.

Dagegen dürfen wir hier die Arbeiten STÅLFELTS (1939a und b, dort auch alle frühere einschlägige Literatur) über die Licht- und Temperaturoptima nicht übergehen. Sie berühren sich eng mit Berichten von HARDER (1930, 1933), der am Wassermoos *Fontinalis* im Dauerlicht verschiedene Schwankungen der Assimilation beobachtete („Aktivierung, Gegenreaktion, Ermüdung"), obschon die Außenbedingungen konstant gehalten waren. Der Ablauf der Schwankungen war charakteristisch verschieden, je nach dem Verhältnis der Lichtstärke, die während der Anzucht der Pflanzen in der letzten Zeit vor dem Versuch geherrscht

hatte, zu jener Lichtstärke, der sie im Assimilationsversuch ausgesetzt wurden. Hatte Lundegårdh, wie oben erwähnt, gezeigt, daß das Temperaturoptimum mit der Lichtstärke und dem $CO_2$-Angebot hinaufrückt, so fand Stålfelt an der Bartflechte *Usnea dasypoda*, daß es noch in anderer Hinsicht beweglich ist. Wirkten Temperaturen über 20° C mehrere Stunden lang ein, so wurde Netto- *und* Brutto-Assimilation unter sonst gleichen Umständen immer schwächer[1]. Solche Wärme hemmt die Photosynthese und beeinträchtigt sie um so mehr, je länger sie dauert und je größer sie ist. Dabei wandert das Optimum mehr und mehr gegen 20° C herab. Dies ist eben jene Temperatur, von der aufwärts zunehmende Hemmung fühlbar wird („Grenzoptimum"). Auch Dauer*licht* hemmt die Photosynthese um so mehr, je stärker es ist. Prüft man die Assimilation, nachdem man verschiedene Lichtstärken mehrere Stunden hat einwirken lassen, dann erhält man als Bild der Lichtabhängigkeit der Assimilation nicht eine logarithmische, sondern — wie hinsichtlich der Temperaturabhängigkeit — eine Optimumkurve. Je länger die Belichtung dauert, um so weiter verschiebt sich das Optimum in Richtung geringerer Lichtstärke. Es kann weit herab wandern. Nur in ausgesprochenem Schwachlicht von etwa 3000 Lux abwärts scheint die Photosynthese nicht nachzulassen, auch wenn die Pflanze viele Stunden exponiert wird.

## Material und Versuchsanstellung

Im wesentlichen wurde nach der Methode von Pisek und Winkler (1958) verfahren. Proben von Zweigen dritter und höherer Ordnung von den betreffenden Bäumen geschnitten und in das Laboratorium gebracht, wurden sofort (Gartenfichte) oder im Laufe von zwei Tagen verwendet (Patscherkofel). Im letzteren Falle blieben sie bis zur Prüfung in Wasser eingestellt im diffusen Licht im natürlichen Tag-Nachtwechsel. Von der Fichte benützten wir nur die beiden letzten Triebperioden, von der Zirbe Triebstücke im Umfang der letzten vier Jahrgänge. Über die Sonnenblume vergleiche den betreffenden Abschnitt.

Anders als in unserer vorerwähnten Arbeit verwendeten wir diesmal als Lichtquelle eine *Xenon-Hochdrucklampe XBF* 6000 der Firma Osram (Berlin NW 87). Sie hat den großen Vorteil, daß ihre Lichtstärke bei höchster Leistung und geringer Entfernung vom Objekt die Intensität des vollen Sonnenlichtes erreicht, während sie anderseits mittels eines Regeltransformators ohne Änderung der spektralen Zusammensetzung bis auf ein Zehntel herabgesetzt werden kann. Wir haben den Lampenträger und die Zusatzgeräte beweglich montiert, so daß wir durch Verschiebung und allenfalls noch mit Hilfe von feinen Drahtgittern am Ort der Zweigproben im Assimilationsrezipienten jede beliebige Beleuchtungsstufe von 300 bis 50000 Lux (gemessen mit Standardphotometer nach Lange) erhalten konnten[2].

[1] Diese Hemmung hat also nichts damit zu tun, daß die Respiration mit der Temperatur dem absoluten Betrage nach immer steiler steigt.

[2] Über 30000 Lux sind wir nicht hinausgegangen, weil die relativ geringe Steigerung auf 50000 Lux nicht wesentlich Neues erwarten ließ, anderseits die Wasserversorgung der Pflanzen unzuverlässig, schließlich die Ausleuchtung der Cuvetten (zwei nebeneinander) wegen der Nähe der Lampe ungleichmäßig wird; kurz: weil dann mit mehr Schwierigkeiten als Gewinn zu rechnen ist.

Wir verweisen betreffend der Daten der Lampe und ihres Betriebes auf die diesbezügliche Anweisung der Firma und die Darstellung von RÜSCH und MÜLLER (1957) und bringen hier nur ein Diagramm über das Spektrum bei Verwendung von Schottfiltern KG 1, 2 mm (Abb. 1). Um diese kommt man wegen der starken Infrarotstrahlung nicht herum, obschon die Lampe obligat wassergekühlt ist, wobei ein Durchströmungswächter sie abschaltet, wenn der Wasserdurchfluß aus irgendeinem Grunde zu schwach wird. Das Spektrum des gefilterten Lichtes gleicht mit Ausnahme eines schmalen Maximums im Blau im sichtbaren Bereich weitgehend der Globalstrahlung — dies ist ein weiterer Vorteil der verwendeten Lampe.

Als Gerät zur Analyse des $CO_2$-Gehaltes diente der von HARTMANN und BRAUN (Frankfurt a. Main) weiterentwickelte Ultrarot-Absorptionsschreiber (URAS), der

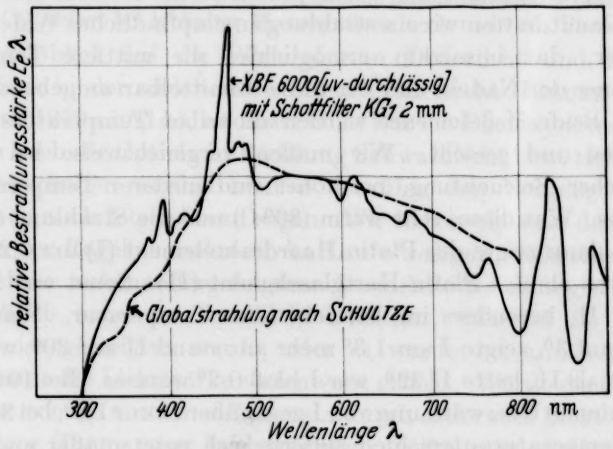


Abb. 1. Spektrale Energieverteilung der Xenon-Hochdrucklampe Osram XBF 6000 (aus RÜSCH und MÜLLER 1957)

unter anderem auf 50° C thermostabilisiert und damit von der Raumtemperatur unabhängig ist. Er wurde in Verbindung mit einem Hartmann & Braun-Sechsfarbenpunktschreiber und einem sechspoligen Gasumschalter benützt. An diesem waren gewöhnlich 4 Cuvetten zur Assimilations- und 1 Cuvette für die Dunkelrespirationsmessung sowie eine Leitung zur Kontrolle des $CO_2$-Gehaltes der angesogenen Luft angeschlossen.

Die Zweigproben bzw. Blätter lagen mit der Stengelschnittfläche in Wasserröhrchen tauchend auf weißen Plastikrosten in flachen Plexiglascuvetten, so daß sie die Wände nicht berührten und die Luft allseits vorbeistreichen konnte. Die Cuvetten lagen horizontal unter der ebenso montierten Lampe in 40 Liter-Wasserbädern auf Gestellen so befestigt, daß ihre Oberseite von einer 2 cm-Wasserschicht bedeckt war. Bedarfsweise Verwendung von Eiswasser, Leitungswasser und von elektrischen Tauchheizern, gestattete mittels Kontaktthermometer und Propellerrührern, die Badtemperatur in weitem Bereich beliebig einzustellen und auf $\pm 0{,}1°$ C konstant zu halten. Die Grenze war nur insoferne gezogen, als bei der Lichtstärke von 30000 Lux die tiefste noch haltbare Nadeltemperatur 5° C war, bei größerer Lichtstärke noch höher lag.

Ein Problem für sich ist die Messung der Temperatur der in der Cuvette belichteten Assimilationsorgane während der $CO_2$-Bestimmung. Die Nadeln eines Kiefern- oder Fichtentriebes erweisen sich je nach ihrer

Stellung zum Lichteinfall und je nachdem, ob man an ihrer Basis oder Spitze mißt, nicht nur in der freien Sonne, sondern auch in der Cuvette verschieden temperiert (PISEK und TRANQUILLINI 1954). Um zu möglichst brauchbaren Temperaturwerten zu kommen, haben wir dicht unter jedem Trieb und in Berührung mit seinen Nadeln einen Platin-Hartglas-Widerstand ($0^0$ = 50 Ohm, TK 3,85, Degussa-Hanau) auf dem Plastikrost in der Cuvette befestigt. In einigen Vorversuchen waren um den Trieb gleichzeitig mehrere enge Windungen eines bei $0^0$ C ebenfalls auf genau 50 Ohm abgeglichenen, kalibrierten Platin-Haardrahtes (0,02 mm Durchmesser) so gelegt, daß er möglichst viele Nadeln unmittelbar berührte. Damit hatten wir ein strahlungsunempfindliches Widerstandsthermometer, das immerhin ermöglichte, die mittlere Temperatur zwischen jener der Nadeln und der diese unmittelbar umgebenden Luft zu messen. Beide Meßelemente wurden am selben Temperaturschreiber angeschlossen und geeicht. Wir maßen vergleichsweise bei starker und schwacher Beleuchtung, bei hoher und niederer Temperatur des Wasserbades. War dieses sehr warm ($30^0$ C) und die Strahlung schwach (3000 Lux), dann zeigte das Platin-Haardrahtelement (I) um $0{,}2^0$ tiefere Temperaturen als das Platin-Hartglaselement (II). Sonst war I immer wärmer als II, besonders im Bereich tiefer Temperatur, War II bei 30000 Lux auf $3^0$, zeigte I um $1{,}3^0$ mehr an; stand II auf $20^0$, war I um $0{,}6^0$ wärmer als II, hatte II $32^0$, war I bloß $0{,}2^0$ wärmer. Bei 10000 Lux war die maximale Überwärmung von I gegenüber II nur $1{,}0^0$, bei 3000 Lux $0{,}5^0$. Der Temperaturunterschied änderte sich gesetzmäßig und linear, so daß wir uns später die Geduldprobe mit dem sehr leicht zerreißbaren Haardraht ersparen und die Temperaturanzeige des jedem Zweig mitgegebenen Platin-Hartglaselementes (II) auf Grund der Eichkurve von I korrigieren konnten.

Bei den Laubblättern der Sonnenblume haben wir uns damit begnügt, unter dem Blatt und in Berührung mit diesem ein Meßelement II anzubringen.

Bis zur Assimilationsmessung standen die Zweigproben mit den Schnittflächen im Wasser im hellen diffusen Tageslicht, so daß sie die Stomata gut geöffnet hatten. Unmittelbar vor Beginn der Messung und nach Abschluß derselben wurden die Proben gewogen. Die Differenz gibt ein Maß für den Wasserverlust, der allenfalls während der Messung (trotz fortgesetzter Möglichkeit, Wasser nachzusaugen) eintrat. Er ging selbst in der höchsten Lichtstufe und bei der höchsten Temperatur in der Regel nicht über 2—4% des Anfangsgewichtes hinaus, erreichte also in keinem Fall jenen Betrag, der nach unseren Erfahrungen (PISEK und WINKLER (1953) Schließbewegung der Spalten einleitet. Die wenigen Messungen, während deren das Sättigungsdefizit 5% überschreitet, wurden nicht verwertet.

Der „normale" $CO_2$-Gehalt der Luft ist gewöhnlich ein Minimumfaktor, die Photosynthese steigt und fällt mit ihm; daher muß die Cuvette ständig ausgiebig mit Luft durchspült werden, damit deren $CO_2$-Konzentration infolge der Photosynthese der eingeschlossenen Pflanze nicht zu sehr absinkt. Andernfalls gäbe die gemessene Assimilationsintensität ein falsches Bild, d. h. sie wäre unter sonst gleichen Umständen kleiner, als wenn die Objekte frei stünden, wobei sie durch die ständige

Konvektion immer genug belüftet werden. Auf die Notwendigkeit genügender Durchströmung haben in letzter Zeit EGLE und SCHENK (1952) mit Recht nachdrücklich aufmerksam gemacht. Wir haben hierzu in einigen besonderen Meßreihen kleine und größte Zweigproben (um 0,8 und 1,6 g Nadeltrockengewicht; sonst immer möglichst gleich große von 1,0—1,5 g) der Coniferen unter optimalen Bedingungen getrennt untersucht und keinen Unterschied in der Assimilationsintensität gefunden. Das spricht dafür, daß die Durchströmung der Cuvette (30 Liter pro Stunde, vollständige Erneuerung der Cuvettenluft binnen einer Minute) bei den Coniferen unter allen Umständen genügte. Ihr höchster $CO_2$-Verbrauch belief sich (Abb. 4—10) auf etwa 3 mg pro Stunde und Gramm Trockengewicht. Da das Nadeltrockengewicht der verwendeten Zweigproben 1,5 g nicht überschritt, wurde also von den in einer Stunde angebotenen 30× (durchschnittlich) 0,65 mg $CO_2$ selbst bei lebhafter Photosynthese noch nicht ein Viertel verbraucht.

Im Hinblick auf die Wirkung von Dauerlicht und Dauerwärme (vgl. vorne in der einleitenden Literaturübersicht HARDER 1930, 1933, STÅLFELT 1939a und b), wodurch nicht nur die Photosynthese gehemmt, sondern auch die Optima in Richtung Schwachlicht bzw. tieferer Temperatur verschoben werden können, ist über den Vorgang bei unseren Versuchen noch folgendes zu sagen. Wir haben ein und dieselbe Zweigprobe in der Regel zu mehreren im Laufe weniger (höchstens 5) Stunden unmittelbar aufeinandergefolgten Assimilationsmessungen verwendet. Dabei blieb entweder das Licht konstant, während die Temperatur stufenweise gesteigert wurde, oder es wurde bei annähernd gleicher Temperatur die Lichtstärke stufenweise erhöht. Würde die $CO_2$-Bindung im Sinne von HARDER und STÅLFELT durch dauerndes Licht und mittlere bis höhere Temperatur beeinträchtigt, sollte man erwarten, daß ihr zeitlicher Verlauf sich etwa so ähnlich gestaltete, wie es Abb. 2 typisiert darstellt für den Fall, daß wir uns für jede der 3 Lichtstufen eine Stunde Zeit lassen und die Versuchsobjekte auf — sagen wir — 25° C temperiert sind. Bei Einschaltung der untersten Lichtstufe zu Anfang der ersten Versuchsstunde könnte die Assimilation zunächst vielleicht übersteigert werden, jedenfalls wird sie dann eine Zeitlang konstant bleiben und schließlich andeutungsweise zu fallen beginnen. Nach Übergang zur höchsten Lichtstufe am Beginn der 3. Versuchsstunde sollte der Rückgang der Assimilation früher und stärker bemerkbar werden. Wir haben in keiner der vielen derartigen Versuchsreihen diesen oder einen ähnlichen Verlauf, sondern grundsätzlich immer ein Bild nach Muster Abb. 3 gefunden und für unsere Kurven den in jeder Stufe (nach anfänglichem Anstieg) konstant bleibenden Wert benützt. Er wird auf dem Registrierstreifen durch mindestens je 4 in 6 min-Pausen aufeinanderfolgende Punkte repräsentiert. Wir merkten nichts davon, daß die Photosynthese im Laufe des Versuches nachgelassen hätte. Aber es wäre möglich, daß die in der letzten und zugleich höchsten Stufe infolge der 2—3stündigen, unmittelbar vorausgegangenen Belichtung nicht so hoch stieg, als wenn man diese höchste Lichtstufe am Beginn des Versuches

angewendet hätte. Die Vermutung erwies sich als irrig. Als der Einfluß der steigenden Temperatur von 20° C aufwärts bei 30000 Lux zu untersuchen war, haben wir die Kombination der beiden Außenfaktoren (30000 Lux, 25° C, die im Versuch Abb. 2 am Ende stand) zu Anfang angewendet und beide Male *fast* dieselbe Assimilation gefunden. Volle Übereinstimmung wäre nur zu erwarten gewesen, wenn wir beide Male dieselben Zweigproben verwendet hätten. Das ist leider nie geschehen. Doch gingen die Werte in den vielen, sich teilweise übergreifenden Versuchen immer nur unerheblich auseinander, soferne die Bedingungen eben dieselben waren. Das gilt auch von länger dauernder Wärme.

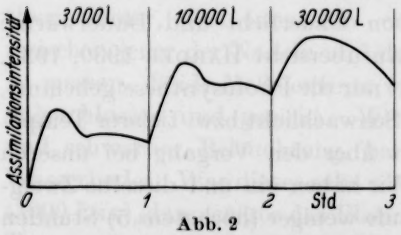


Abb. 2

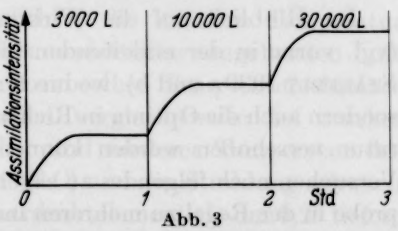


Abb. 3

Abb. 2. Schema des Ganges der Netto-Assimilation in einem mehrstündigen Versuch bei annähernd konstanter Temperatur und stufenweiser Steigerung der Lichtstärke, wie er nach Erfahrungen von HARDER und STÅLFELT erwartet werden könnte. Näheres im Text

Abb. 3. Tatsächlich beobachteter Gang der Netto-Assimilation

Bei Temperaturen von 35° und darüber (Sonnenblume!) haben wir nur kurze Zeit exponiert. Gelegentliche, einmalige Assimilationsbestimmungen fügen sich völlig zwanglos in die aus solchen übergreifenden Bruchstücken gefügten Kurven. Durch mehrstündige Licht- und Wärmewirkung verursachte Assimilationsunregelmäßigkeiten kamen also bei unserer begrenzten Versuchsdauer kaum vor, jedenfalls hielten sie sich in den Grenzen der allgemeinen Streuung, die vor allem durch die verschiedene Individualität der Proben verursacht ist.

## Ergebnisse

### *I. Die Temperatur- und Lichtabhängigkeit der Assimilation bei den Coniferen*

Wir nehmen als Grundbeispiel zunächst die *Fichte im Botanischen Garten*. Aus Abb. 4 kann man hinsichtlich der Netto-Assimilation (je Trockengewichtseinheit) folgendes ablesen:

1. Mit zunehmender Temperatur steigt und sinkt die Assimilation bei jeder Lichtstärke in einmaligem Auf- und Abschwingen.

2. Das *Temperaturoptimum* rückt mit zunehmender Lichtintensität in höhere Temperatur (vgl. auch Tabelle 1). Wenn die Lichtstärke von 3000 Lux auf 10000 und weiter auf 30000 Lux steigt, verschiebt sich das Optimum von ungefähr 11° auf 15 bzw. 18°.

3. Nach Überschreitung des Optimums fällt die Assimilation erst langsam, dann rascher, wodurch die Kurven eine leicht asymmetrische Form bekommen. Da der C-Gewinn mit Annäherung an das *Temperaturmaximum* immer geringer, störende Einflüsse größer werden, streuen die Einzelwerte gelegentlich stärker. Dennoch ist völlig klar, daß auch das Maximum mit der Lichtstärke hinaufrückt, jedenfalls gilt dies im Bereich von 3000 (oder weniger) bis 10000 Lux.

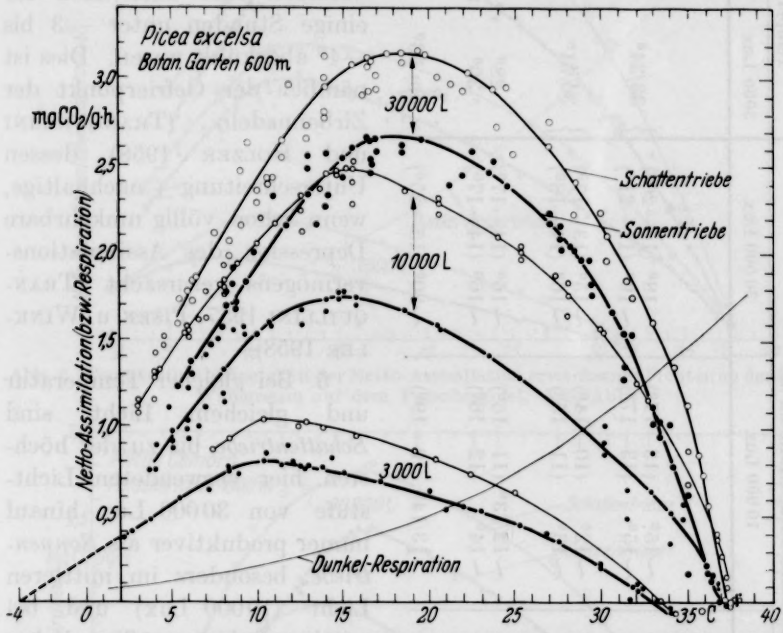


Abb. 4. Temperaturabhängigkeit der Netto-Assimilation einer erwachsenen Fichte im Botanischen Garten bei verschiedener Lichtstärke. Assimilation der letzten beiden Jahrgänge in mg $CO_2$ je Std und g Trockengewicht (Nadeln + Achse). Jeder Punkt ist der Mittelwert eines horizontalen Kurvenabschnittes in Abb. 3. Dazu die Dunkelrespiration von Sonnentrieben, der Übersicht wegen ohne Angabe von Einzelwerten. Respiration der Schattentriebe höchstens 6% niedriger. Lux-Angaben nach Anzeige des Standardphotometers nach Lange

4. Das *Temperaturminimum* liegt nach früheren Erfahrungen bei 3000 Lux um —4° C (Pisek und Rehner 1958). Die tiefste in vorliegender Arbeit mit 3000 Lux kombinierte Temperaturstufe war 2° C. Die Gerade, welche die den beiden Abszissenwerten —4° C und 2° C entsprechenden Ordinatenwerte der Assimilation verbindet, setzt sich ohne jeden Knick in den ansteigenden Ast der Temperaturabhängigkeitskurve fort. Es sieht danach so aus, als ob deren Form im Bereich der niedersten Temperaturen, die noch C-Reingewinn gestatten, kaum von der Geraden abwiche, jedenfalls nicht nennenswert konkav verliefe, auch nicht in stärkerem Licht. Ökologisch betrachtet bedeutet dies,

Tabelle 1. *Temperaturoptima und -maxima bei verschiedener Lichtstärke*

| | Temperatur-Optimum bei | | | Temperatur-Maximum bei | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 3000 Lux | 10000 Lux | 30000 Lux | 3000 Lux | 10000 Lux | 30000 Lux |
| *Picea excelsa* | | | | | | |
| Botanischer Garten, 600 m | | | | | | |
| Sonnentriebe | ~ 11° (9—13°) | ~ 15° (13—17°) | ~ 18° (16—20°) | 33/34° | 37/38° | 37/33° |
| Schattentriebe | ~ 11° (9—13°) | ~ 15° (13—17°) | ~ 19° (17—21°) | | | |
| Patscherkofel, 1840 m | | | | | | |
| Sonnentriebe | ~ 8° (6—10°) | ~ 12° (10—14°) | ~ 15° (13—17°) | 30/31° | 37/38° | 38° |
| Schattentriebe | 9/10° (8—11°) | ~ 13° (11—15°) | ~ 16° (14—18°) | | | |
| *Pinus cembra*, 1900 m | | | | | | |
| Sonnentriebe | 9/10° (7—13°) | ~ 12/13° (11—15°) | ~ 16° (14—17°) | 28° | — | — |
| Schattentriebe | 11° (9—14°) | ~ 14° (12—16°) | ~ 16° (14—17°) | 30° | — | — |
| *Helianthus annuus* | | | | | | |
| Jungpflanzen | 5—16° | 13/14° (9—19°) | ~ 20° (15—25°) | um 33° | — | 45—46° |

daß noch Temperaturen um 0° C selbst bei schwachem Licht einen nicht zu verachtenden, im Starklicht einen ganz erheblichen Stoffgewinn ermöglichen — solange die Pflanzen sich nicht etwa in Winterruhe befinden oder auch bloß für einige Stunden unter —3 bis —4° abgekühlt waren. Dies ist nämlich der Gefrierpunkt der Zirbennadeln (TRANQUILLINI und HOLZER 1958) dessen Unterschreitung ± nachhaltige, wenn schon völlig umkehrbare Depression des Assimilationsvermögens verursacht (TRANQUILLINI 1957, PISEK u. WINKLER 1958).

5. Bei gleicher Temperatur und gleichem Licht sind *Schattentriebe* bis zu der höchsten hier verwendeten Lichtstufe von 30000 Lux hinauf immer produktiver als *Sonnentriebe*, besonders im mittleren Licht (10000 Lux) und bei mittlerer bis mäßig hoher Temperatur (10000 Lux/30° C) arbeiten sie besser. Im Licht von 10000 Lux ist der C-Gewinn ($CO_2$-Aufnahme) von Schattenzweigen im Temperaturbereich von 5 bis 12° C sogar größer als der von Sonnenzweigen in dreifach so starker Beleuchtung; bei hoher Temperatur ist er nicht viel geringer. Das muß sich unter natürlichen Verhältnissen dahin auswirken, daß die Leistung im beschattenen Kronenteil nicht so sehr hinter der des unmittelbar

bestrahlten Kronenmantels zurückbleibt, als man nach dem Unterschied in der Verteilung der Lichtstärke erwarten würde.

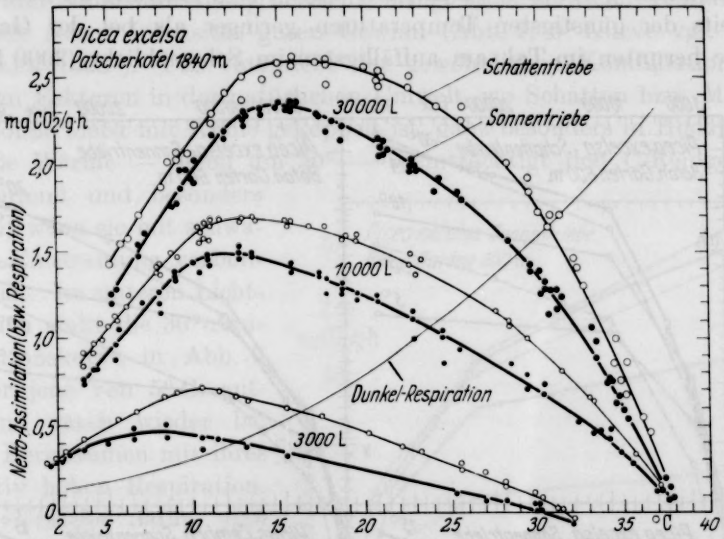


Abb. 5. Temperaturabhängigkeit der Netto-Assimilation erwachsener Fichten an der alpinen Waldgrenze auf dem Patscherkofel. Wie Abb. 4

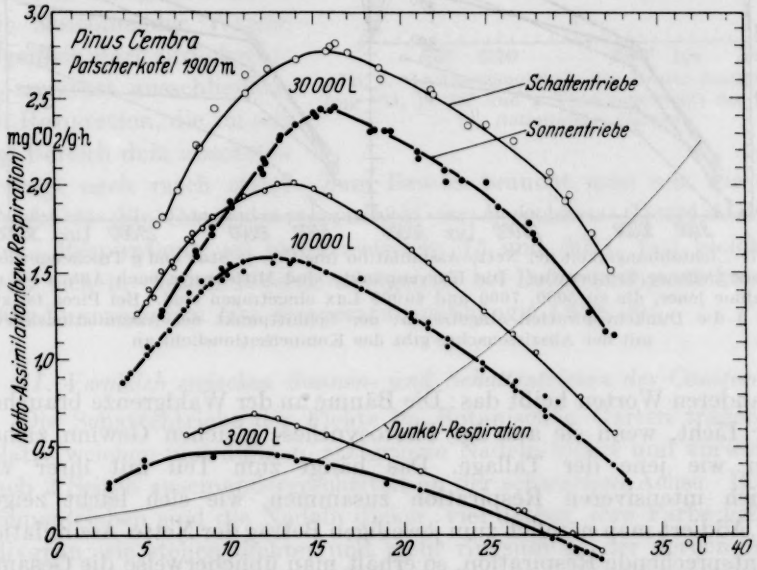


Abb. 6. Temperaturabhängigkeit der Netto-Assimilation von erwachsenen Zirben an der alpinen Waldgrenze auf dem Patscherkofel. Letzte 4 Jahrgänge. Wie Abb. 4

6. Das eben Gesagte gilt auch von den Fichten und Zirben an der *alpinen Waldgrenze* auf dem Patscherkofel (1840—1900 m, Abb. 5 und 6).

Doch liegen bei diesen die optimalen Temperaturen in jeder Lichtstufe 2—3° tiefer als bei der Fichte im Botanischen Garten (600 m), wo der Sommer wesentlich wärmer ist. Ihre Netto-Leistung ist besonders jenseits der günstigsten Temperaturen geringer als bei der Gartenfichte herunten im Tal, am auffälligsten im Schwachlicht (3000 Lux).

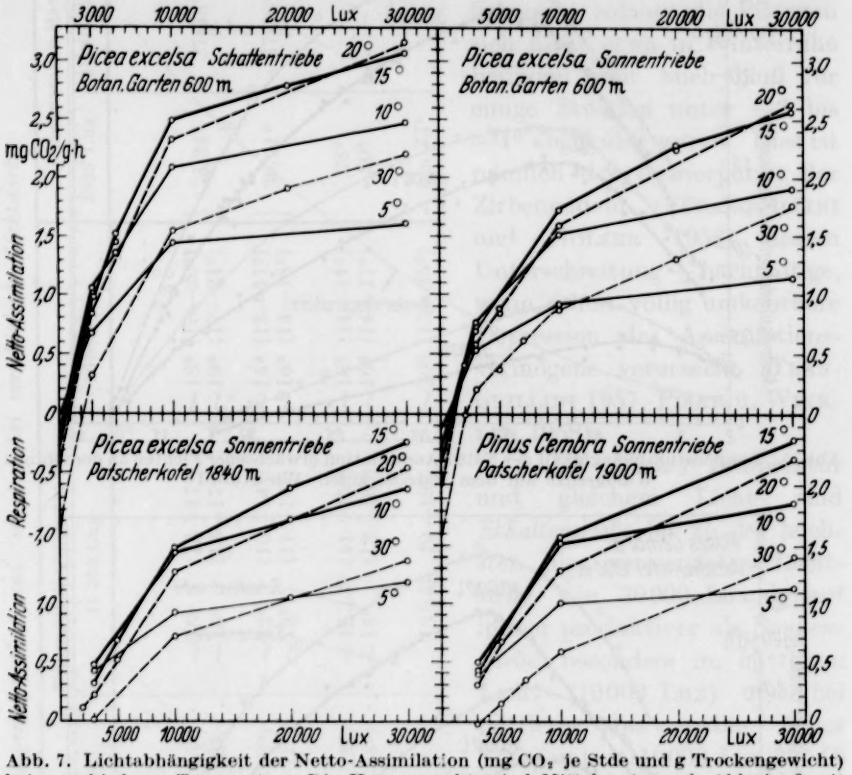


Abb. 7. Lichtabhängigkeit der Netto-Assimilation (mg $CO_2$ je Stde und g Trockengewicht) bei verschiedener Temperatur. Die Kurvenpunkte sind Mittelwerte nach Abb. 4—6 mit Ausnahme jener, die zu 5000, 7000 und 20000 Lux eingetragen sind. Bei Picea ist zum Licht 0 die Dunkelrespiration eingetragen; der Schnittpunkt der Assimilationskurven mit der Abszissenachse gibt das Kompensationslicht an

Mit anderen Worten heißt das: Die Bäume an der Waldgrenze brauchen mehr Licht, wenn sie aus der Photosynthese gleichen Gewinn ziehen sollen wie jene der Tallage. Das hängt zum Teil mit ihrer wesentlich intensiveren Respiration zusammen, wie sich leicht zeigen läßt. Addiert man nämlich zum jeweiligen Betrag der Netto-Assimilation die entsprechende Respiration, so erhält man üblicherweise die Gesamtphotosynthese (Brutto-Assimilation). Diese ist bei Garten- und Waldgrenzenfichte nur wenig verschieden.

7. Im großen ganzen wird kräftiges Licht bei Temperaturen von 15—20° am besten genutzt; für die Bergbäume sind 20° selbst bei 30000

Lux schon merklich überoptimal. Schwachlicht von 10000 Lux abwärts, wie es bei Trübwetter und im Kroneninnern, sonst nur kurz vor Sonnenauf- und Sonnenuntergang herrscht, bringt auch bei tiefer Temperatur je nach seiner Intensität guten Gewinn (Abb. 7, 5°-Kurve vgl. auch MÜLLER 1928[1]). Das entspricht der gewöhnlichen Kombination der beiden Faktoren in der natürlichen Umwelt, wo Schatten bzw. Mangel an Sonne meist mit Kühle gekoppelt ist, ganz besonders in Hochlagen. Große Wärme — schon um 30° — beeinträchtigt den C-Reingewinn bedeutend und besonders dann, wenn sie mit schwacher Einstrahlung verbunden ist. Im unteren Lichtbereich sinkt die 30°-Assimilationskurve in Abb. 7 unter jene von 5° C, auffallend rasch wieder bei den Bergbäumen mit ihrer relativ hohen Respiration. Die Ursache dafür, daß die Nettoproduktion nach Überschreitung von 20° C mit zunehmender Wärme allgemein stark zurückgeht, ist zunächst ausschließlich die Respiration, die im selben Bereich dem absoluten Betrage nach rasch steigt. Zum Beweis braucht man nur wie oben (Punkt 6) die Gesamtphotosynthese zu berechnen (Netto-Assimilation + Respiration): sie bleibt zwischen 15 und 30° C fast gleich, erweist sich in diesem Bereich wenigstens bei Beleuchtungsstärken von 5000 Lux aufwärts fast temperaturunabhängig (Abb. 8).

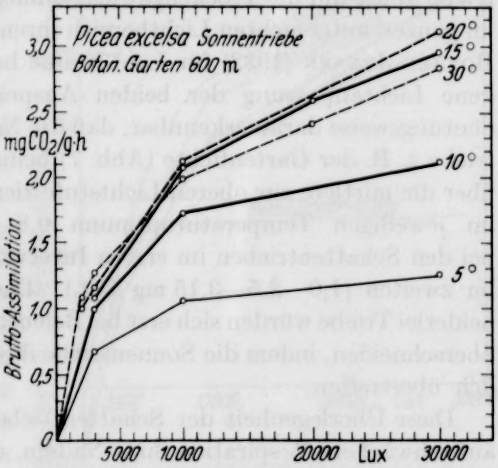


Abb. 8. Lichtabhängigkeit der Brutto-Assimilation (mg $CO_2$ je Std und g Trockengewicht) der Fichte im Botanischen Garten

*II. Vergleich zwischen Sonnen- und Schattentrieben der Coniferen*

Die Schattentriebe der Fichte im Botanischen Garten tragen ihre relativ weichen und dünnen, sattgrünen Nadeln locker und vorwiegend nach 2 Seiten auseinandergescheitelt an der schwachen Achse. Bei den Sonnentrieben sind die Nadeln dicker, viel derber, ihre Farbe geht ins Olivgrün; sie stehen dichter und mehr ringsum an der derben Achse.

[1] Will man von Lichtabhängigkeitskurven wie Abb. 7 auf den C-Gewinn einer Pflanze oder eines Bestandes schließen, muß man die Lichtverhältnisse im Bestand mit berücksichtigen, weil sich die Blätter hier gegenseitig ± beschatten. Bei der Assimilationsmessung wird gegenseitiges Beschatten möglichst vermieden, um klar definiertes Licht zu haben.

Die Schattentriebe der Bäume an der Waldgrenze halten etwa die Mitte, während ihre Sonnenzweige noch dichter stehende und derbere Nadeln tragen als jene der Bäume in tiefer Lage. Außerdem sind die Sonnennadeln charakteristisch aufwärts gekrümmt.

Die Zirbe ist eine Lichtholzart. Dementsprechend sind die Unterschiede geringer und beschränken sich auf die Dicke, Biegsamkeit und den Farbton der Nadeln sowie den Anteil der Achsenmasse am Trieb.

Wie vorhin unter Punkt 5 hervorgehoben wurde, sind die Schattentriebe in der auf die Trockengewichtseinheit bezogenen Nettoproduktion im ganzen untersuchten Lichtbereich ihren Partnern überlegen. Die von Boysen-Jensen (1932) für Laubbäume beschriebene, typisch verschiedene Lichtanpassung der beiden Ausprägungsformen wird bloß andeutungsweise daran erkennbar, daß die Netto-Assimilation der Sonnentriebe z. B. der Gartenfichte (Abb. 7) beim Übergang von der untersten über die mittlere zur oberen Lichtstufe ziemlich stetig steigt (sie beträgt im jeweiligen Temperaturoptimum 0,8—1,75 mg $CO_2$), während sie bei den Schattentrieben im ersten Intervall sehr viel mehr zunimmt als im zweiten (1,0—2,5—3,15 mg $CO_2$). Das heißt, die Lichtkurven der beiderlei Triebe würden sich erst bei Beleuchtungsstärken über 30000 Lux überschneiden, indem die Sonnentriebe ihre Vergleichspartner dann endlich übertreffen.

Diese Überlegenheit der Schattentriebe könnte mindestens teilweise auf schwächere Respiration ihrer Nadeln, vielleicht auch auf geringeren Trockenstoffgehalt oder geringeren Anteil an unproduktiver Achsenmasse zurückführbar sein. Trifft letzteres zu, dann würde in unseren Assimilationsangaben der Nenner des Bruches verkleinert, sein Wert also erhöht. Wir haben dies alles überprüft. Die Respiration erwies sich nur um etwa 5% schwächer als bei den Sonnentrieben; der Trockenstoffgehalt und die Achsenmassen sind noch weniger verschieden. Wir haben weiter unter Benutzung der Angaben über die Oberflächenentwicklung und den Wassergehalt bei Pisek und Tranquillini (1954) die Assimilation der Fichte im Botanischen Garten von der Trockengewichts- auf die Oberflächeneinheit der Nadeln umgerechnet (Abb. 9). Die Lichtabhängigkeitskurven der oberflächenbezogenen Assimilation (Abb. 9) überschneiden sich schon zwischen 25000 und 30000 Lux. Aber bis zu dieser Beleuchtungsintensität — sie entspricht einem Drittel des vollen mittäglichen Sommersonnenlichtes — bleiben die Schattennadeln auch bei dieser Berechnungsweise überlegen. Die Blätter von Boysen-Jensens Laubbäumen (1932, S. 44/45) sind viel divergenter lichtangepaßt, von seinem Musterpaar krautiger Pflanzen *Sinapis alba* (Lichtart) und *Oxalis acetosella* (Schattenart) ganz zu schweigen. Unsere Abb. 9 ist ein Seitenstück zu seinen Abb. 17—19. Allerdings ist zu bedenken, daß Boysen-Jensen und sein Kreis nur den Rotanteil des

Lichtes gemessen hat, seine Lichtstärkeangaben daher mit unseren nicht vergleichbar sind. Der Umstand aber, daß die höchsten von ihm angegebenen Intensitäten natürlichen Lichts sich auf 40000—50000 „Boysen-Jensen"-Lux belaufen und dazu die Bemerkung MÜLLERS (1952), daß die tägliche Beleuchtungsstärke über seinen Gerstenversuchsfeldern in Dänemark im Mai-Juni ebenso groß sei, ermöglicht es, „Boysen-Jensen-Lux" ganz ungefähr auf unsere „Lange-Lux" umzurechnen. In unserer Gegend, wo die Lichtverhältnisse in der Talniederung kaum wesentlich anders sind als in Dänemark, mißt man nämlich zur selben Tages- und Jahreszeit 75000 bis 80000 „Lange-Lux". Das ist rund das 1,7fache der Angaben aus Dänemark in „Boysen-Jensen-Lux". Wir haben keinen Grund anzunehmen, daß der Umrechnungsfaktor jemals mehr als 2 wäre. Legen wir dem Vergleich der Lichtstärken den Faktor 2 zugrunde, dann finden wir, daß bei der Buche die Sonnenblätter jedenfalls schon von 3000 Lange-Lux aufwärts, bei der Esche und Birke von 6000 Lange-Lux aufwärts die Schattenblätter in der Assimilation je Flächeneinheit überflügeln. Wenn die Lichtintensität darüber hinaus zunimmt, bleiben die Schattenblätter auf tiefem Niveau stehen, während die Sonnenblätter in höchsten Beleuchtungsstärken auf das 2—2,5fache der Schattenblätter kommen. Davon kann bei unseren Fichten nicht die Rede sein. Ihre Nadeln sind viel weniger divergent lichtangepaßt. Die locker stehenden Bäume hätten von ihren Schattennadeln wenig Gewinn, wenn diese gleich den entsprechenden Blättern der von BOYSEN-JENSEN untersuchten Bäume nur Schwachlicht voll nützen könnten. Sie sind imstande, ihre Leistung mit zunehmender Lichtintensität weit hinauf zu steigern. Doch verlagert sich der Schwerpunkt der Produktion auf alle Fälle dann auf die Sonnennadeln, wenn die Luft und noch mehr, wenn der Boden trocken wird, und die Wasserversorgung hinter dem laufenden Bedarf nachzuhinken anfängt. Dann reagieren die Schattennadeln empfindlich mit

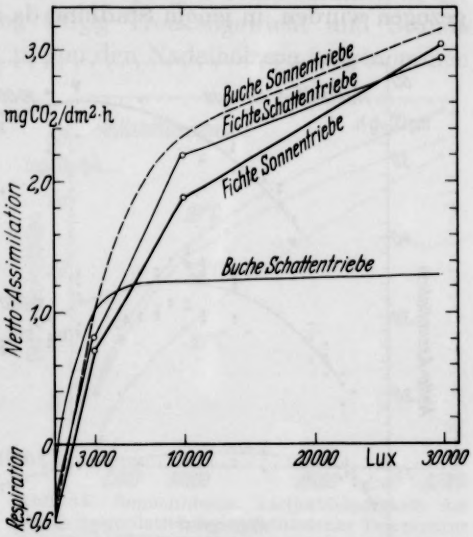


Abb. 9. Lichtabhängigkeit der Netto-Assimilation von Schatten- und von Sonnentrieben der Fichte im Botanischen Garten. Assimilation hier in mg $CO_2$ je Std und dm² *Nadeloberfläche*. Diese rundum gerechnet (also doppelt eingesetzt). Dazu Sonnen- und Schattenblätter der Buche nach BOYSEN-JENSEN (1932, S. 44)

Spaltenverengung, wenn nicht -verschluß (PISEK und TRANQUILLINI 1951, PISEK und WINKLER 1953), was eine entsprechende Verminderung des Assimilationsvermögens bedeutet (STÅLFELT 1935, PISEK und WINKLER 1956).

### *III. Die Sonnenblume*

Wir verwendeten das erste und zweite Blattpaar von Jungpflanzen, die aus käuflichem Samen, eingetopft im Freiland im vollen Licht herangezogen wurden, in jenem Stadium, da sie noch nicht mehr als 3 Blatt-

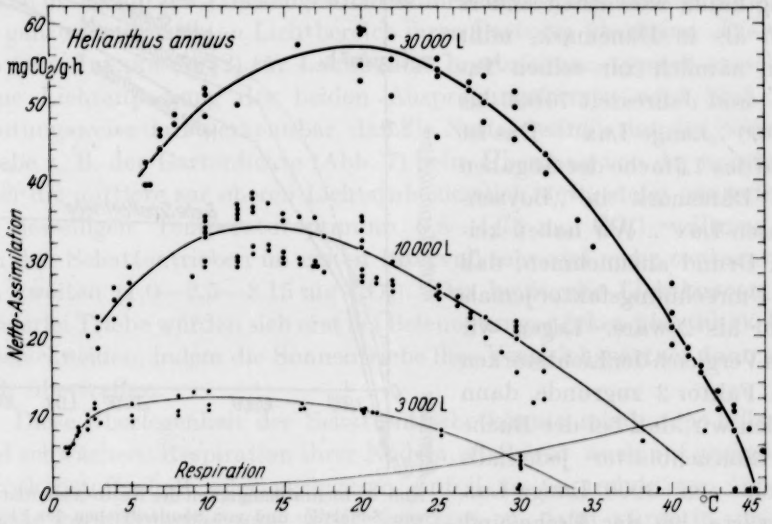


Abb. 10. Sonnenblume. Temperaturabhängigkeit der Netto-Assimilation (mg $CO_2$ je Std und g Trockengewicht) bei verschiedener Lichtstärke; vergleichbar Abb. 4—6

paare voll entwickelt hatten und $4^1/_2$—6 Wochen alt waren. Die Blätter verhielten sich zum Teil recht ungleichmäßig, besonders bei hoher Temperatur, weshalb die Werte gelegentlich eine störend hohe Streuung zeigten und sich die Temperaturabhängigkeitskurve nicht so scharf festlegen ließ wie bei den Coniferen. Dennoch stellt sich, abgesehen vom erstaunlichen Assimilationsvermögen Folgendes klar heraus (Abb. 10 und 11):

1. Die Netto-Assimilation steigt bei jeder Lichtstärke im Bereich niederer Temperatur mit dieser rasch an (auch dann, wenn man den Maßstab der Ordinaten so wählt, daß die Höhe der Kurvenscheitel ungefähr mit denen der Coniferen zusammenfällt.)

2. Das Temperaturoptimum ist sehr breit, die Assimilationsintensität hält sich bei allen Lichtstärken über einen Bereich von 10 und mehr Graden fast gleichmäßig auf dem Höchstwert, das Optimum ist also in vergleichsweise weiten Grenzen wenig temperaturabhängig, besonders bei schwachem Licht (3000 Lux).

3. Die Assimilation fällt nach Überschreiten des Temperaturoptimums zunächst langsamer als bei den Coniferen; das Temperaturmaximum liegt im Starklicht nicht unter 45° C, d. h. die Sonnenblume ist im Gegensatz zu den Coniferen im weiten Bereich, besonders auch noch bei hoher Temperatur, sehr leistungsfähig. Dazu ist

4. das Assimilationsvermögen an sich außerordentlich hoch. Im optimalen Temperaturbereich nehmen die jungen Sonnenblumen in der höchsten Lichtstufe z. B. 56 mg $CO_2$/g Trockengewicht und Stunde auf[1], das ist 18mal so viel als c. p. von den Nadelhölzern aufgenommen wird, wobei zu bedenken ist, daß die Durchströmung unserer Cuvetten für lebhaft assimilierende Sonnenblumenblätter knapp war, die Assimilationshöchstwerte also eher zu niedrig gemessen sind. Der Mißstand war leider zur Zeit nicht behebbar. Dank des großen Assimilationsvermögens ist jedes Blatt im geprüften Entwicklungszustand imstande, bei durchschnittlichem Wetter in wenigen Tagen die Trockensubstanz für ein neues Blatt zu erarbeiten. Das beruht zum Teil darauf, daß die jungen Pflanzen wenig Trockensubstanz enthalten (88—90% des Blattfrischgewichtes sind Wasser), doch nur zum Teil; auch auf die Oberfläche berechnet sind die Blätter sehr produktiv. Sie erarbeiten in unserer höchsten Lichtstufe bei 20° 8,5—9 mg $CO_2$/dm² Blattoberfläche (doppelt) und Stunde; in voller Sonne muß der Netto-Gewinn, nach der Steigung der Kurven (Abb. 11) zu schließen, über 10 mg hinausgehen[2]. Danach zählt die Sonnenblume auch hinsichtlich der Assimilation je Oberflächeneinheit wie erwartet zu den bestassimilierenden Pflanzen; eine von WINKLER (noch nicht veröffentlicht) genauer studierte Kartoffelsorte steht ihr nicht viel nach. — Eine kurze Zusammenstellung des

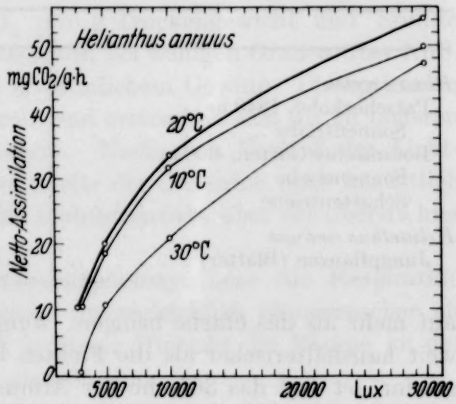


Abb. 11. Sonnenblume. Lichtabhängigkeit der Netto-Assimilation bei verschiedener Temperatur (mg $CO_2$ je Std und g Trockengewicht). Wie Abb. 7

[1] Der Wert entspricht ungefähr der Assimilationsintensität, die man aus der bei WALTER (1949) angegebenen mittleren Trockengewichtszunahme errechnen kann.

[2] Vergleichswerte findet man am besten, weil relativ ausgeglichen und nicht so sehr wie sonst von Zufälligkeiten belastet, in den Temperatur- und Lichtabhängigkeitskurven von BOYSEN-JENSEN (1932), MÜLLER (1928), WAGER (1941), wie auch bei LUNDEGÅRDH und seinen Mitarbeitern und bei CARTELLIERI (siehe Einleitung). Sie halten sich auf dm² doppelte Blattfläche umgerechnet zwischen 1,5 (Birke, Schattenblätter) und 10 mg $CO_2$ (Kartoffel).

Verhältnisses der Gesamtphotosynthese zur Größe der entsprechenden Respiration (Tabelle 2) mag abschließend noch zeigen, wie wenig ökonomisch die Fichten an der Waldgrenze im Vergleich zu jenen der Niederung arbeiten: Die Gesamtphotosynthese der ersteren macht bei 20° C kaum das 4fache der Respiration aus, während es die letzteren

Tabelle 2. *Ökonomische Koeffizienten* $\frac{\textit{Netto-Assimilation} + \textit{Respiration}}{\textit{Respiration}}$ *Beleuchtungsstärke 30000 Lux*

| | 10° | 20° | 30° |
|---|---|---|---|
| *Picea excelsa* | | | |
| Patscherkofel, 1840 m | | | |
| Sonnentriebe . . . . . | 7,5 | 3,8 | 1,9 |
| Botanischer Garten, 600 m | | | |
| Sonnentriebe . . . . . | 10,7 | 6,2 | 2,6 |
| Schattentriebe . . . . . | 14,5 | 7,5 | 3,1 |
| *Helianthus annuus* | | | |
| Jungpflanzen (Blätter) . . . . . | 50,0 | 28,0 | 9,5 |

auf mehr als das 6fache bringen. Jungpflanzen der Sonnenblume sind weit haushälterischer als die Fichten beider Höhenlagen; ihr Gesamtgewinn ist fast das 30fache der Atmung.

## Zusammenfassung

1. *Coniferen.* Das graphische Bild der Temperaturabhängigkeit der Netto-Assimilation (Luft $CO_2$-Gehalt um 0,03 Vol.-%) ist eine einfache Optimumkurve, deren Scheitel sich im Bereich der untersuchten Beleuchtungsstärken mit diesen hebt. Das Optimum verschiebt sich mit zunehmender Lichtstärke allgemein in immer höhere Temperatur. Bei den Sonnentrieben der Fichte im Botanischen Garten z. B. von 11 auf 18°, wenn die Lichtstärke von 3000 auf 30000 Lux wächst. Bei den Bäumen der Waldgrenze, die ein wesentlich kühleres Klima hat als die Niederung, liegen die Optima um jeweils 3°, bei der Zirbe daselbst um etwa 2° tiefer.

Auch das Maximum verschiebt sich in demselben Sinn, wenigstens beim Übergang von der untersten zur mittleren der drei angewendeten Hauptlichtstufen und liegt in der oberen bei etwa 36—38° C. Schon bei 30° C ist der Netto-Gewinn allgemein stark beeinträchtigt, besonders bei schwachem Licht und wiederum besonders bei den Bergbäumen. Dies ist ausschließlich darauf zurückzuführen, daß die Respiration dem absoluten Betrage nach bei hoher Temperatur mit dieser rasch steigt. Die Gesamtphotosynthese bleibt im Bereich von 15—30° fast gleich.

Schwaches Licht wird — entsprechend seiner Intensität — auch bei tiefer Temperatur zu relativ gutem Gewinn genützt. Die Höchstleistung aber wird nur im kräftigen Licht bei Temperaturen von etwa 15 bis höchstens 20° erzielt. Sie beläuft sich in der oberen Lichtstufe (30000 Lange-Lux, d. i. mehr als ein Drittel der Intensität des vollen mittäglichen Sommer-Sonnenlichtes) auf rund 2,5—3 mg $CO_2$ pro g Trockengewicht und Stunde. Die Schattentriebe sind dabei im ganzen untersuchten Lichtbereich den Sonnentrieben überlegen.

2. *Junge Sonnenblumen*-Pflanzen kommen im Vergleich zu den Coniferen auf eine sehr viel höhere Netto-Produktion, unter günstigsten Verhältnissen auf gegen 60 mg $CO_2$ pro g Trockengewicht und Stunde (9 mg/dm² [doppelt]). Sie arbeiten schon bei wenigen Graden über Null, anderseits auch noch bei 30° mit erstaunlichem Gewinn. Die optimalen Temperaturbereiche sind sehr breit und erstrecken sich bis zu höheren Wärmegraden als bei den Coniferen. Nach dem Verlauf der Lichtabhängigkeitskurven zu schließen, dürfte der C-Gewinn noch beachtlich über 60 mg $CO_2$ steigen, wenn die Lichtintensität über die oberste hier verwendete Stufe hinausgeht.

Nach dem Verhältnis der Gesamtphotosynthese zur Respiration beurteilt, arbeitet die Sonnenblume unvergleichlich ökonomischer als die Coniferen, unter denen auch in dieser Hinsicht die Bäume an der Waldgrenze besonders schlecht gestellt sind.

## Literatur

Beljakoff, E.: Über den Einfluß der Temperatur auf die Kohlensäureassimilation bei zwei klimatischen Pflanzenrassen. Planta (Berl.) **11**, 727—764 (1930). — Bormann, F.H.: Percentage ligth readings, their intensity — duration aspects and their significance in estimating photosynthesis. Ecology **37**, Nr. 3, (1956). Zit. nach Rüsch u. Müller. — Bosian, G.: Assimilations- und Transpirationsbestimmungen an Pflanzen des Zentralkaiserstuhls. Z. Bot. **26**, 208—284 (1933). — Boysen-Jensen, P.: Über neue Apparate zur Messung der Kohlensäureassimilation, der Öffnungsweite der Spaltöffnungen und der Beleuchtungsstärke. Planta (Berl.) **6**, 456—472 (1928). — Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena: Gustav Fischer 1932. — Über die Bestimmung der Assimilationsintensität. Planta (Berl.) **21**, 368—380 (1933). — Cartellieri, E.: Über Transpiration und Kohlensäureassimilation an einem hochalpinen Standort. S.-B. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **149**, 95—143 (1940). — Egle, K., u. W. Schenk: Untersuchungen über die Reassimilation der Atmungskohlensäure bei der Photosynthese der Pflanzen. Beitr. Biol. Pflanz. **29**, 75—105 (1952). — Harder, R.: Kritische Versuche zu Blackmans Theorie der „begrenzenden Faktoren" bei der Kohlensäure-Assimilation. Jb. wiss. Bot. **60**, 531—571 (1921). — Über die Assimilation der Kohlensäure bei konstanten Außenbedingungen I. Planta (Berl.) **11**, 263—293 (1930). — Über die Assimilation der Kohlensäure bei konstanten Außenbedingungen II. Planta (Berl.) **20**, 699—733 (1933). — Holdheide, H., B. Huber u. O. Stocker: Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Assimilationsgröße von Landpflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **54**, 168—188 (1936). — Honert, T. H. van der: Carbondioxyde assimilation and limiting factors. Rec. Trav. bot. néerl. **27**, 149—286 (1930). — Kostytschew,

S., K. Bazyrina u. W. Tschesnokow: Untersuchungen über die Photosynthese der Laubblätter unter natürlichen Verhältnissen. Planta (Berl.) **5**, 696—724 (1928). — Lundegårdh, H.: Ecological studies on the assimilation of certain forest plants and shore plants. Svensk bot. T. **15**, 46—78 (1921). — Der Temperaturfaktor bei Kohlensäureassimilation und Atmung. Biochem. Z. **154** 195—215 (1924). — Die Kohlensäureassimilation der Zuckerrübe. Flora (Jena) **121**, 273—300 (1927). — Müller, D.: Die $CO_2$-Assimilation der arktischen Pflanzen und die Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. Planta (Berl.) **6**, 22—39 (1928). — Analyse der Stoffproduktion von Gerste. Die Bodenkultur **5**, 129—135 (1951). — Paauw, F. van der: The indirect action of external factors on photosynthesis. Rec. Trav. bot. néerl. **29**, 479—620 (1932). — Pisek, A., u. G. Rehner: Temperaturminima der Netto-Assimilation von mediterranen und nordisch-alpinen Immergrünen. Ber. Dtsch. bot. Ges. **71**, 188—193 (1958). — Pisek, A., u. W. Tranquillini: Transpiration und Wasserhaushalt der Fichte (*Picea excelsa* Link) bei zunehmender Luft- und Bodentrockenheit. Physiol. Plant. (Cph.) **4**, 1—27 (1951). — Assimilation und Kohlenstoffhaushalt in der Krone von Fichten (*Picea excelsa* Link) und Rotbuchenbäumen (*Fagus silvatica* L.). Flora (Jena) **141**, 237—270 (1954). — Pisek, A., u. E. Winkler: Die Schließbewegungen der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit vom Wassersättigungszustand der Blätter und vom Licht. Planta (Berl.) **42**, 253—278 (1953). — Wassersättigungsdefizit, Spaltenbewegung und Photosynthese. Protoplasma **46**, 597—611 (1956). — Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (Picea excelsa Link) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (Pinus Cembra L.) an der alpinen Waldgrenze. Planta (Berl.) **51**, 518—543 (1958). — Polster, H.: Die physiologischen Grundlagen der Stofferzeugung im Walde. München: Bayr. Landwirtsch. Verlag 1950. — Rüsch, J., u. J. Müller: Die Verwendung der Xenon-Hochdrucklampe zu Assimilationsversuchen. Ber. dtsch. bot. Ges. **70**, 489—500 (1957). — Stålfelt, M. G.: Till kännedomen om förhallandet mellam solbladens och skuggbladens kohlehydratproduktion. Meddel. Stat. Skögsförsöksanst. **18**, 221—280 (1921). — Tallens och granens kohlesyreassimilation och dess ekologiske betingelser. Meddel. Stat. Skögsförsöksanst. **21**, 181—258 (1924). — Die Spaltöffnungsweite als Assimilationsfaktor. Planta (Berl.) **23**, 715—759 (1935). — Licht- und Temperaturhemmung der Kohlensäure-Assimilation. Planta (Berl.) **30**, 384—421 (1939). — Über die Natur der Licht- und Temperaturoptima in der Kohlensäure-Assimilation. Svensk bot. T. **33**, 383—417 (1939). — Tranquillini, W.: Standortsklima, Wasserbilanz und $CO_2$-Gaswechsel junger Zirben (*Pinus Cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. Planta (Berl.) **49** 612—661 (1957). — Tranquillini, W. u. K. Holzer: Über das Gefrieren und Auftauen von Coniferennadeln. Ber. dtsch. bot. Ges. **71**, 143—156 (1958). — Wager, H. G.: On the respiration and carbon assimilation rates of some arctic plants as related to temperature. New Phytologist **40**, 1—18 (1941). — Walter, H.: Einführung in die Phytologie, Bd. III/1. Standortslehre. Stuttgart: Eugen Ulmer 1949. — Walther, O.: Zur Temperaturabhängigkeit der Assimilation bei Vicia faba. Flora (Jena) **121**, 301—315 (1927). — Yoshii, Y.: Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit der Kohlensäure-Assimilation bei Bohnen. Planta (Berl.) **5**, 681—695 (1928).

Prof. Dr. A. Pisek,
Botanisches Institut der Universität, Innsbruck, Sternwartestraße 15
(Österreich)

## Aufnahmebedingungen

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Für die Rechtschreibung ist die „Wissenschaftliche Rechtschreibung nach Jansen" maßgebend, mit der die Schreibung der Termini im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (Jena 1931—1934) im wesentlichen übereinstimmt. Wenn nötig, wird die Angleichung durch die Herausgeber bzw. durch die Druckerei vorgenommen.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photographien. Einzelfiguren einer Abbildung sind, falls es sich um Vorlagen für Strichätzungen handelt, wenn möglich so zusammenzustellen, daß sie in *einem* Klischee bei gleicher Verkleinerung reproduziert werden können. Buchstaben u.a. sind mit Bleistift beizufügen.

Die Texte zu den Abbildungen sind auf eigenem Blatt gesammelt beizugeben.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse (höchstens 1 Seite) anzufügen, die in Deutsch oder Englisch oder Französisch abgefaßt sein kann.

Zu den Literaturverzeichnissen: Bei Zeitschriftenartikeln sollen der Titel sowie erste und letzte Seite angegeben werden. In den Titeln von Büchern aller Sprachen sollen, zur Kennzeichnung gegenüber Artikeln in Zeitschriften, Substantiva wie Adjektiva groß, dagegen in den Abkürzungen von Zeitschriftentiteln die Substantiva groß und die Adjektiva klein geschrieben werden (z. B. Cell Res., aber cell. Physiol.).


# Die physiologische Uhr

Von Professor Dr. Erwin Bünning, Direktor des Botanischen Institutes Tübingen.

Mit 107 Abbildungen. VI, 105 Seiten Gr.-8°. 1958. Englische Broschur DM 24.—

INHALTSÜBERSICHT:

1. Einleitung. — 2. Cyclische Prozesse als Prinzip der physiologischen Zeitmessung. — 3. Celluläre und zentrale Steuerung. — 4. Wirkung verschiedener Faktoren auf die physiologische Uhr. — 5. Die Rolle von Cytoplasma, Zellkern und Plastiden im Mechanismus der Uhr. — 6. Zusammenfassung zu einem Schema. — 7. Nutzung der Uhr durch die Organismen. — 8. Rückblick auf ein halbes Jahrhundert. — Literatur. — Namenverzeichnis. — Sachverzeichnis.

**SPRINGER-VERLAG · BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG**

# Handbuch der Pflanzenphysiologie
# Encyclopedia of Plant Physiology

Herausgegeben von W. Ruhland in Gemeinschaft mit E. Ashby, J. Bonner, M. Geiger-Huber, W. O. James, A. Lang, D. Müller, M. G. Stålfelt.

In 18 Bänden. Jeder Band ist einzeln käuflich.

Band XVII

## Physiologie der Bewegungen
## Physiology of Movements

Teil 1

## Bewegungen durch Einflüsse mechanischer und elektrischer Natur sowie durch Strahlungen

## Movements due to Mechanical and Electrical Stimuli and to Radiations

Bearbeitet von L. Baillaud, G. H. Banbury, L. Brauner, E. Bünning, R. K. Clayton, A. W. Galston, H. v. Guttenberg, W. Haupt, O. V. S. Heath, A. R. Schrank, M. G. Stålfelt, K. Umrath.

Redigiert von E. Bünning.

Mit 513 Abbildungen. XVI, 716 Seiten Gr.-8°. 1959. Ganzleinen DM 216.—

Bei Verpflichtung zur Abnahme des Gesamtwerkes

Subskriptionspreis Ganzleinen DM 172.80

INHALTSÜBERSICHT

**Einführung und Übersicht.** — **Allgemeines.** Allgemeine Gesetze und Phänomene der pflanzlichen Bewegungsphysiologie. Der Erregungsvorgang. Mögliche Mechanismen von Krümmungsbewegungen. — **Die Wirkung von Wundreizen.** — **Die Wirkung elektrischer Reize.** Allgemeines über die Wirkung elektrischer Reize auf Zellen. Electronasty and electrotropism. Galvanotaxis. — **Seismo- und Thigmoreaktionen.** Seismonastie. Thigmonastie und Thigmotropismus. — **Phototaxis.** Chloroplastenbewegung. Die Phototaxis der Algen. Phototaxis of purple bacteria. — **Phorodinese.** — **Reizbewegungen der Spaltöffnungen.** Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen. Light and carbon dioxide in stomatal movements. Sonstige Reizreaktionen der Spaltöffnungen. — **Phototropismus und Photonastie.** Phototropismus und Photonastie der Laubblätter. Phototropism of stems, roots and coleoptiles. Phototropism of lower plants. — **Tagesperiodische Bewegungen.** Allgemeiner Überblick. Allgemeine Bedingungen der Bewegungen und Bewegungsmechanik. Regulierende Faktoren der Bewegungen. — Jeder Beitrag enthält ein Literaturverzeichnis. — Namenverzeichnis — Author Index. — Sachverzeichnis (Deutsch-Englisch) — Subject Index (English-German).

SPRINGER-VERLAG · BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg
Printed in Germany